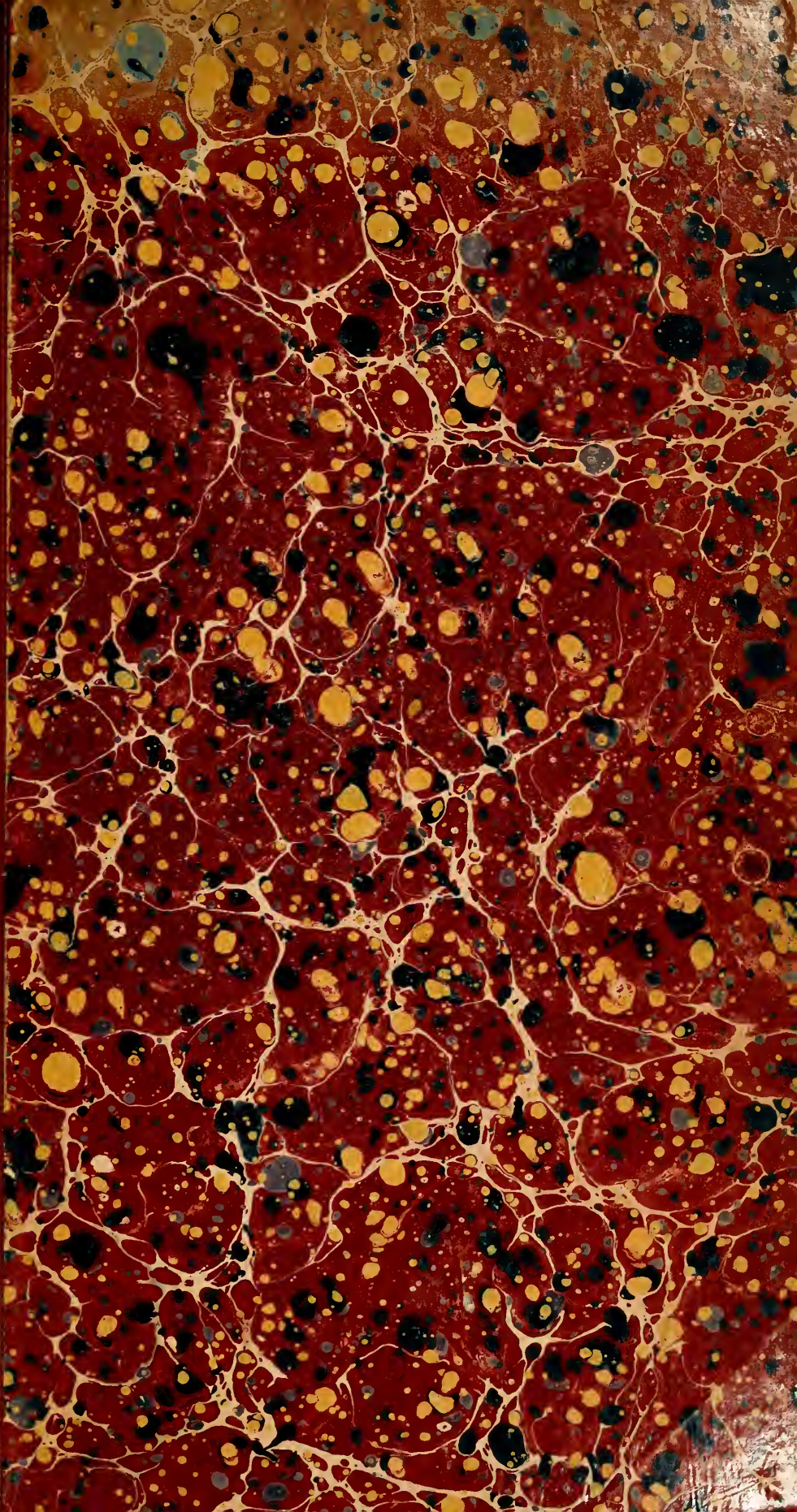
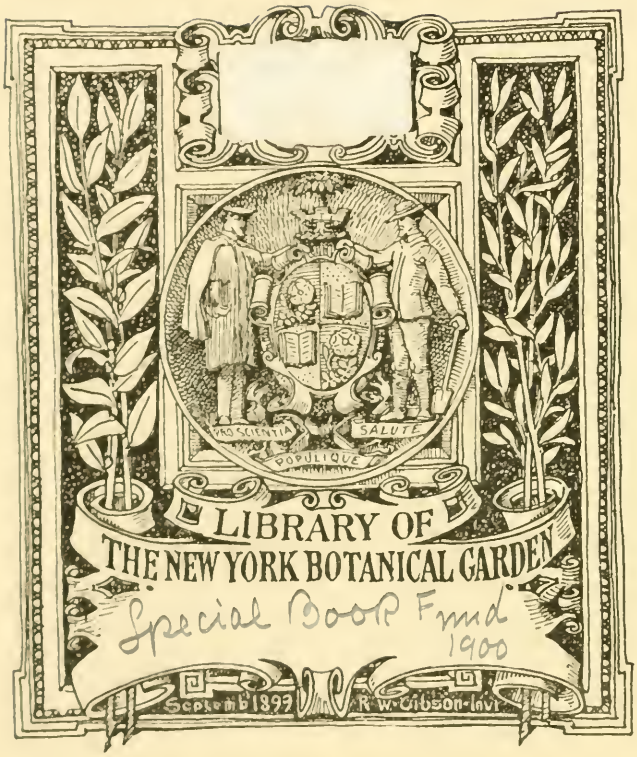



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Special Book Fund
1900
September 1897
R. W. Gibson-Inv.

# ÉTUDES

SUR LE

# POLYMORPHISME DES CHAMPIGNONS

*INFLUENCE DU MILIEU*

Lyon. — A. REY, Imprimeur de l'Université. — 22033.

Exemplaire N° 298

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON
NOUVELLE SÉRIE
I. *Sciences, Médecine.* — Fascicule 3.

# ÉTUDES

SUR LE

# POLYMORPHISME DES CHAMPIGNONS

## INFLUENCE DU MILIEU

PAR

**Joseph BEAUVERIE**
Docteur ès sciences,
Préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de Lyon.

LIBRARY,
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE et FILS
19, Rue Hautefeuille

LYON
A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
Rue Gentil, 4

1900

. B36

A MON MAITRE

M. LE PROFESSEUR R. GÉRARD

*Hommage de profonde reconnaissance*
*et de respectueux attachement.*

NEW YORK BOTANICAL GARDEN

# ÉTUDES

SUR LE

# POLYMORPHISME DES CHAMPIGNONS

*INFLUENCE DU MILIEU*

## INTRODUCTION ET HISTORIQUE

### Généralités sur l'histoire de la question du polymorphisme chez les champignons.

Nous croyons qu'il est utile et intéressant de retracer dans un historique assez détaillé les vicissitudes si nombreuses de la vaste question de polymorphisme des champignons, avant d'en entreprendre nous-même l'étude. Cet historique n'a jamais été complètement rédigé[1]. Il montrera d'une façon frappante la grande complexité du sujet. Son étude nous permettra de préciser les notions actuellement acquises et les problèmes qui sont encore à résoudre. Cet historique nous offre encore un précieux enseignement, en nous montrant à quels excès peut entraîner l'imagination dans le domaine de la recherche scientifique, quand elle n'est pas constamment refrénée et maintenue dans son rôle utile par l'application d'une technique irréprochable guidant avec sûreté l'observation. Nous verrons, pendant une longue période de temps, qui est précisément

[1] Le très intéressant travail de M. Gilkinet (1875) s'étend de 1830 à 1874.

celle où la Mycologie a produit le plus de travaux, cette science rester à peu près stationnaire et même rétrograder souvent: elle s'encombre alors d'un fatras de documents, faux en majeure partie, qui compliquèrent singulièrement la tâche des Mycologues qui vinrent après. Il fallut tout le génie de de Bary pour remettre les choses dans les limites de la saine raison.

C'était cependant à la suite des belles découvertes sur le polymorphisme des champignons, de Tulasne et de Bary, découvertes qui sont restées, que des adeptes trop enthousiastes de leur théorie lui ont donné un essor extraordinaire, la jetant dans les aventures d'où elle a eu un si grand mal à se tirer. Ces disciples n'ayant point la sagesse et la patience des maîtres, se sont laissé emporter par leur imagination vers une séduisante théorie unitaire, sans vouloir s'attarder à diriger leurs observations au moyen d'une méthode véritablement scientifique. C'est ainsi que, de l'idée exacte d'un polymorphisme actuellement limité, ces botanistes sont arrivés à celle d'une transformation actuelle et facile des espèces de champignons les unes dans les autres, ou à la conception d'espèces d'un polymorphisme tellement illimité qu'il en découlait la négation même de toute entité spécifique.

On ne saurait complètement séparer de l'histoire de la question de polymorphisme chez les champignons, celle de la génération spontanée où les « moisissures » jouent un rôle si important. La génération spontanée ou transformation de substances organiques inertes en êtres organisés vivants, n'est qu'un polymorphisme ou transformisme poussé à outrance, et, à ce titre, fait partie de la question dont nous nous occupons ici. Nous nous limiterons d'ailleurs, dans l'exposé souvent fait de cette doctrine, à ce qui se rattache le plus spécialement à notre sujet.

On peut diviser en phases assez nettes l'historique de la question du polymorphisme des champignons.

Pendant la première, celle de l'Antiquité, la question, comme on peut s'y attendre, est des plus diffuses, on la conçoit

seulement comme liée à la question des générations spontanées ; la croyance en cette doctrine comprenait les champignons au premier rang des formes inférieures de la vie, capables de naître spontanément au sein des matières qui se corrompent. Cette théorie tenait tout entière dans les spéculations des philosophes de cet âge. L'absence d'appareils optiques perfectionnés ne permettait pas d'observations directes un peu étendues de ces organismes délicats.

Le Moyen Age commente l'Antiquité.

Dans les temps modernes, la question des générations spontanées fait quelque progrès.

C'est surtout à l'époque contemporaine que la question du polymorphisme des champignons se pose véritablement. Ses progrès marchent de pair avec ceux du microscope et de la méthode. On distingue plusieurs écoles durant cette période.

D'abord le polymorphisme ancien, dont les représentants admettent la mutabilité actuelle et facile des espèces les unes dans les autres (avant Darwin, dont la théorie se tient d'ailleurs dans des limites plus sages que celles de nos hétéromorphistes). Une spore tiendrait latentes en elle des quantités d'espèces, et produirait l'une ou l'autre suivant les circonstances de la germination. Les partisans les plus avancés de cette théorie admettent même l'unité spécifique de tous les champignons. Ceux-ci constitueraient une seule entité, et les formes que l'on gratifie habituellement du nom d'espèces n'en seraient que des modes.

Cette école a des précurseurs avec Turpin (1837-1840) et Kützing (1837), mais prend son véritable essor après les découvertes de Tulasne et de Bary, dont beaucoup de polyphormistes exagèrent la portée. Elle fleurit surtout de 1850 à 1870 : les principaux représentants en sont : Spring, Bail Salisbury, Hallier, Hoffmann, Trécul, Carnoy, etc.

Les théories de Hallier et de ses partisans sont battues en brèche par les illustres savants, Tulasne, de Bary, Van Tieghem, Brefeld, qui établissent le polymorphisme classique des

appareils reproducteurs des champignons. Ils constatent que l'ancien groupe des Hyphomycètes est constitué par des formes inférieures de champignons d'organisation plus ou moins élevée, principalement les Ascomycètes et aussi les Basidiomycètes. Ils fondent une technique et une méthode sûres et précises qui font entrer la mycologie dans une voie rationnelle et féconde. Cependant, quelques auteurs, comme M. Brefeld, poussent trop loin la réaction, contestant que le milieu ait une influence sur le polymorphisme. M. Van Tieghem, au contraire, affirme cette influence et prépare la période actuelle, qui est caractérisée par le rôle prépondérant qu'a pris l'expérimentation dans l'étude des organismes inférieurs. On s'est rendu compte de la grande influence du milieu cosmique sur l'évolution de ces êtres. L'apparition de tel ou tel mode reproducteur est liée à tel ou tel état du milieu, une modification de celui-ci entraînera une variation correspondante du champignon, qui se reproduira exactement chaque fois que le milieu sera modifié de la même façon. C'est cette dépendance vis-à-vis du milieu, dans laquelle se tient l'apparition de tel ou tel mode de reproduction ou de telle ou telle variété, que nous nous sommes efforcé de déterminer, à la suite de Klebs, pour quelques cas.

Les recherches entreprises par Costantin, Klebs et Bachmann, Matruchot, Ray, Lendner, Wasserzug, Laurent, etc., montrent que, s'il n'y a pas aussi facilement qu'on l'a prétendu transformation des espèces les unes dans les autres sous nos yeux, du moins y a-t-il une grande variabilité de l'espèce, et possibilité d'entrevoir comment cette transmutation a pu et pourra s'effectuer. Il y a non seulement multiplicité des appareils reproducteurs, mais encore variabilité de ces formes caractéristiques.

Les champignons inférieurs, à cause de leur exiguïté, de la légèreté de leurs organes reproducteurs et des puissants moyens chimiques dont ils disposent, peuvent tomber sur les milieux les plus variés en s'y implantant et en s'y adaptant, puis ils pourront facilement être emportés ailleurs ; ils devront

vivre, dans ce cas, au milieu de conditions nouvelles, sans avoir pu constituer une force héréditaire suffisante pour le maintien des caractères temporairement acquis, d'où il résulte une variabilité plus grande que dans les autres groupes végétaux et une délimitation encore moins nette de l'espèce.

Nous allons maintenant entrer dans quelques détails sur chacune des phases de l'historique que nous venons d'esquisser rapidement.

On ne soupçonnait même point, dans l'antiquité, que les champignons eussent des organes reproducteurs spécialisés : c'étaient des productions spontanées. Les uns attribuaient leur naissance à ce qu'ils nommaient la *pituite* des arbres, suc extravasé puis épaissi qui en découle, et surtout à celui provenant de leur racine[1]; d'autres les faisaient dépendre du limon de la terre, raréfié par la chaleur centrale du globe[2].

D'autres, enfin, pensaient qu'ils devaient résulter d'une conjonction ou alliance s'effectuant entre le ciel et la terre, surtout les jours d'orage, d'une part entre la foudre et d'autre part avec le sol, au sein duquel se produisent des ouvertures pour recevoir l'influence du ciel ! Cette idée paraît s'expliquer par ce fait que beaucoup de ces plantes apparaissent abondamment, surtout presque immédiatement après un temps d'orage.

Les poètes anciens, Homère, Virgile, ont beaucoup embelli cette idée de l'union du ciel et de la terre, la rendant encore plus concrète, la représentant, par exemple, comme une chaîne d'or qui tenait aux deux. Lucrèce dit encore[3] : « C'est avec beaucoup de raison que la terre a reçu le nom de mère commune, car tout est tiré de ses entrailles. Même aujour-

[1] Plinii *Historia naturalibus*, lib. XXII, cap. 22. 79 après J.-C.

[2] Paulet (*Traité des champignons*, 1793, t. I, p. 2), d'après *Nicandri Colophonii alexipharmaca*, Garræo interpr., Paris, 1549.

[3] *De rerum natura*, lib. V.

d'hui, de nombreuses créatures vivantes s'élancent de son sein, formées par les pluies et la chaleur du soleil. »

Cette croyance que la corruption d'une chose est la naissance d'une autre, était générale chez les anciens : la graine mourait avant que la jeune plante en sortît. Saint Paul l'invoque, avec sa bouillante éloquence, dans sa première épître aux Corinthiens, ch. xv : « Insensé, ce que tu sèmes n'est point vivifié s'il ne meurt auparavant. »

Ces croyances, plus ou moins superstitieuses, se transmettent à l'Europe savante ou ignorante, pendant tout le Moyen Age, jusqu'au XVII^e siècle. On a même été jusqu'à imaginer que certains champignons pouvaient résulter des accidents du rut de divers animaux. Jérôme Bock[1] (1498-1554), les croyait enfants des dieux, car, pensait-il, ils ne sont pas, comme les autres créatures, engendrés par des semences. Gaspard Bauchin[2], les considère comme des êtres mystérieux.

Vers le milieu du siècle dernier, Otto de Münchausen[3], Buttner, Wilkeek, les considéraient comme l'ouvrage et l'habitation de petits animaux : c'étaient des polypes d'un nouveau genre. Linné se range à cette opinion[4].

Persoon[5] attribue encore la naissance des champignons tantôt à des spores, tantôt à la génération spontanée.

Necker[6], à la fin du XVIII^e siècle, crut voir le tissu cellulaire des plantes se transformer en un corps radiculaire

[1] Hieronymi Tragi *de stirpium, maxime earum quæ in Germania nostra nascuntur, usitatis nomenclaturis*, etc., 1552.

[2] Caspari Bauhini *Pinax theatri botanici sive index in Theophrasti* etc., Basileæ, 1671.

[3] Ottonis a Munchausen der Hausvater, Hanover, 1765, *Linnæi mundus invisibilis, in Amœnit. Academ.*, t. VII, Holmiæ, 1769.

[4] *Fragmenta methodi naturalii.* Il n'ose, cependant, les séparer des végétaux. *Lettre à Vandelli*, octobre 1766.

[5] Persoon Ch.-E., *Synopsis methodica fungorum*, Gœttingæ, 1801-1808.

[6] *Traité de Mycétologie*, publié à Manheim.

qu'il nomme *Carcithe* et qui est le blanc du champignon proprement dit.

Cependant, quelques naturalistes déjà essayaient de battre en brèche la doctrine de la génération spontanée : c'était d'abord Harvey [1], l'auteur célèbre de la découverte de la circulation, dont l'opinion était que les animaux et les plantes sortent tous d'un *primum vegetale*, c'est-à-dire d'un germe végétal, oviforme, ajoute-t-il. Il est vrai que Huxley [2] pense que l'objectif de Harvey est non la génération tout entière, mais seulement le développement, et qu'il avait surtout pour but d'établir la doctrine de l'épigenèse. Redi énonce clairement, pour la première fois, cette hypothèse : toute matière vivante vient d'une autre matière vivante préexistante. Et il l'appuie par ses expériences bien connues de la gaze assez fine, enveloppant un morceau de viande et empêchant le développement de vers dans l'intérieur de celle-ci, parce que les œufs qu'apportent habituellement les mouches ont été interceptés.

Les vers qui fourmillent sur les animaux morts ou la viande corrompue n'étaient donc pas engendrés par celle-ci mais apportés du dehors. Cependant cette nouvelle doctrine contrevenait à l'autorité des Ecritures, où se trouve, entre autres faits de cet ordre, affirmée la génération des abeilles au sein de la dépouille d'un lion *(Livre des Juges*, chap. XVIII), lorsque Samson posait aux Philistins la fameuse énigme :

> L'aliment est sorti de celui qui dévore, et la douceur à son tour est issue du fort.

Il n'en fallait pas plus au Moyen-Age pour que Redi fût en but à toutes sortes d'attaques. Il opposa à l'antique autorité

[1] Harveus, *De generatione Animalium*, Londres, 1651, et *De ovo*.

[2] *Association britannique pour l'avancement des sciences, Congrès de Liverpool*, 1871 Discours présidentiel, « l'Origine de la vie ».

[3] Redi, *Esperienze interno alla generazione degli insetti*, Firenze, 1688.

des expériences et des faits, et finit par faire triompher ses idées qui ne trouvèrent plus guère de détracteurs pendant plus d'un siècle, jusqu'à ce que Needham[1] et Buffon[2] reprissent la question des générations spontanées, vers le milieu du XVIIIe siècle. Tous deux croyaient prouver la génération spontanée des animalcules infusoires, ce qui cadrait admirablement avec l'hypothèse des « molécules organiques » du grand naturaliste français.

C'est un peu avant cette époque que Micheli[3] prouve le premier que les champignons, comme les autres plantes, proviennent de germes qu'il a directement observés. Les expériences qu'il fit dans le bois de Boboli, aux environs de Florence, présentaient alors toutes les garanties que l'on pouvait exiger pour établir la nature des champignons.

Vers 1777, Spallanzani[4] ruine complètement l'hypothèse de Needham en montrant que son expérience sur la soi-disant production spontanée d'animalcules au sein d'infusions, même hermétiquement bouchées, ne se produit plus si après avoir fondu à la lampe le col des vases contenant l'infusion, on l'expose pendant trois quarts d'heure, une heure, à la température de l'eau bouillante.

Les curieuses végétations de champignons sur le corps d'insectes, dont nous avons eu l'occasion d'étudier un cas intéressant[5], étaient connues à cette époque. Watson et Hill

[1] Needham, *Découvertes faites avec le microscope*, Leyde, 1747.

[2] Buffon, *Histoire naturelle*, 1749-1788 (t. II, p. 420 ; t. IV, p. 335, etc.).

[3] *Nova plantarum genera juxta Tournefortii methodum disposita*, etc., auctore Petro Anton. Michelio, Flor. g. r. c. botanico, Florentiæ, 1729.

[4] Spallanzani, *Observations microscopiques sur le système de la génération de Needham et Buffon*, Modène, 1767. — *Des animalcules infusoires* (dans le *Giornale d'Italia*, Venise, 1767). — *Opuscules de physique animale et végétale*, Modène, 2 vol., 1769. Traduit de l'italien par Jean Sennebier, Paris.

[5] Traduction anglaise avec notes de l'ouvrage ci-dessus, Londres.

s'étaient occupés des mouches végétantes des Caraïbes et Réaumur des plantes-vers des Chinois. Needham[1], voit là la preuve frappante de la transformation d'un animal en végétal et réciproquement.

Ce sont là de grossières observations qui se rattachent bien, plus ou moins directement, au polymorphisme. Mais on ne pourra pénétrer dans le cœur de la question que lorsque le microscope aura atteint un degré de perfectionnement suffisant pour permettre de suivre de près les modifications de formes de ces organismes délicats. Il faudra aussi que les observateurs dépouillent cette défiance, je dirais presque la terreur que leur causait cet instrument encore trop nouveau. Certains passages du livre de Paulet (1793[2]) pourront donner une idée du quasi mépris dans lequel on tenait alors le microscope et ceux qui en faisaient usage. Il dit (Introduction, p. IX) : « Des parties extrêmement fines, qu'on ne peut distinguer qu'à la faveur d'un microscope, éloignent trop, ainsi grossies, de la nature, pour qu'on puisse la reconnaître en cet état, et rendent ces sortes d'ouvrages en général beaucoup plus curieux qu'utiles ». Et page XXX, à propos des planches qui terminent l'ouvrage : « On ne s'est point arrêté dans ces figures à grossir des objets minutieux, tels que des moisissures, à la faveur du microscope et à la manière de plusieurs botanistes modernes, même du premier rang, qui se servent de cet artifice pour rendre les objets beaucoup plus grands, plus apparents, ce qui les change souvent au point de les rendre de nature méconnaissable, même aux yeux de ceux qui les connaissent le mieux. Cet art, accompagné surtout d'une superbe décora-

[1] J. Beauverie et Cl. Vaney, « sur l'*Isaria arbuscula* (Hariot) d'une nymphe de cigale du Mexique (*Annales de la Société linnéenne de Lyon*, 1899).

[2] Se reporter à l'Index bibliographique, en suivant l'ordre alphabétique pour trouver les titres des ouvrages non mentionnés dans le corps de ce travail. Les renvois à l'Index sont faits dans le texte, lors de chaque citation, par l'indication du millésime auquel a paru l'ouvrage.

tion, comme d'un beau papier et de beaucoup de blanc, etc., a fait souvent le principal mérite d'un ouvrage, la réputation et la fortune de son auteur. »

Erhenberg (1820) dit avoir reconnu certaines formes de zoospores de champignons pour des infusoires. Il émet l'hypothèse que les champignons élevés en organisation résultent de l'agrégation de formes plus simples, par exemple : un agaric peut être considéré comme provenant d'une multitude d'individus de Botrytis réunis et portant des fruits à leurs extrémités libres.

C'est en 1837 que Kützing et Turpin introduisent d'une façon nette la notion du polymorphisme chez les champignons. Kützing décrit et figure la transformation de la levure en Sporotrichum et Mucor, sans d'ailleurs tirer de conclusions. Turpin (1837) avance que les globules de lait, placés dans des circonstances convenables, se convertissent en *Penicillium glaucum*, il suffit de mettre entre deux lames de verre un peu de lait et de l'exposer à une température moyenne pour voir bientôt des filaments, puis les fructifications du champignon, apparaître aux dépens des globules du lait. Cependant Donné avait démontré que quand on a dépouillé le sérum des globules, le champignon se produit toujours, et Dutrochet, dans ses expériences sur le développement des Mucédinées, avait fait voir que les substances animales et végétales favorisent la végétation des champignons, mais n'en prennent ni la nature ni la forme. Plus tard (1840), Turpin édifie une théorie complète (théorie des *globulins punctiformes)* et indique d'une façon nette et précise que les ferments peuvent se transformer en champignons supérieurs. Il admet que la matière organisable peut, suivant ses états successifs de développement ou d'âge et suivant les diverses formes qu'elle prend dans les tissus, être distinguée sous les noms suivants :

1° *Matière organisable*, tant que les composants globulins ne sont pas visibles au microscope actuel.

2° *Tissu amorphe* ou *globulins*. Les globulins apparaissent, mais leur association est amorphe.

3° *Tissu vésiculeux*, quand les globulins se sont vésiculisés, on a une masse de vésicules contiguës, encore vides ou contenant déjà une génération nouvelle de globulins.

4° Enfin, *tissu filamenteux* ou *tubuleux*, quand les globulins se tubulisent au lieu de se vésiculiser.

Les végétaux « qui résultent de la germination des vésicules séminifères des levures restent incomplets tant qu'ils sont plongés dans l'épaisseur du liquide, ils ne s'achèvent que lorsqu'ils peuvent s'élever à la surface du liquide et lorsqu'ils parviennent à se mettre en communication avec l'oxygène, etc. ». Pour ce qui est de la fermentation alcoolique, les grains de fécule du tissu cellulaire de l'orge sont de véritables bulbilles qui pourront redonner la plante mère, mais qui, tombant dans un liquide sucré, y produiront la fermentation alcoolique en bourgeonnant et s'articulant, c'est son *Torula cerevisiæ* qui, avec le secours de l'oxygène, donnera d'abord le *Mycorderma cerevisiæ*, puis le *Penicillium glaucum*.

Ces globulins punctiformes ne sont pas sans analogie avec les « molécules organiques » de Buffon ; ils sont les ancêtres des micrococcus de Hallier et des microzyma de Béchamp.

Les découvertes de Tulasne (1851) et de de Bary (1853) semblèrent apporter un appui aux théories de Turpin. C'est aussi vers cette époque que Léveillé (1840) découvre les périthèces du *Penicillium glaucum*, sans toutefois se rendre absolument compte de la nature des organes par lui découverts, qu'il appelle sclérotes. Il dit avoir trouvé dans la pulpe de tamarin d'une pharmacie de Paris des corps bruns rougeâtres, de consistance ferme et cassante. « Ces tubercules, exposés à l'air et brassés à différentes reprises, donnèrent constamment naissance à la même plante ; enfin, coupé par morceaux, le Penicillium se reproduisit encore, mais toujours à la surface externe et jamais sur la chair même. Nous fûmes alors dans la nécessité de considérer ces tubercules comme des sclérotes qui servaient de souche au *Penicillium*

*glaucum*, comme Battara l'avait autrefois été de regarder la *Pietra fungaia* comme la souche du *Boletus tuberaster*, parce qu'en multipliant et en variant ses expériences, il n'avait jamais obtenu de cette prétendue pierre que la même espèce de champignon. Il est vrai qu'on observe constamment le *Penicillium glaucum*, sans le moindre vestige de sclérote ; nous ne devons donc voir dans ce fait qu'une exception, mais ce n'est cependant pas la seule Mucédinée qui soit dans ce cas. »

En 1851, Tulasne émet cette idée nouvelle qu'un seul et même champignon peut exister sous diverses formes, que l'on avait pu antériement considérer comme des genres ou des espèces indépendants. Il appuie cette opinion de nombreuses observations. Certaines productions des thalles de Lichens ou d'Ascomycètes, que l'on croyait autonomes, ne sont que des états d'un seul et même champignon. Un même stroma pouvait donner des spermaties, des stylopores et des périthèces. Fries (1822, 28, 49[1]) avait déjà émis des conjectures sur les rapports de différentes formes de champignons entre elles ; mais c'est à Tulasne qu'il revient d'avoir donné le premier la démonstration de la multiplicité des appareils producteurs des champignons. Tulasne mérite bien le titre que lui a donné de Bary de « Réformateur de la mycétologie ». En 1853, Tulasne tire au clair l'histoire d'un champignon polymophe le *Claviceps purpurea* ou Ergot de seigle dont un des états avait été décrit auparavant comme genre distinct sous le nom de *Sphacelia segetum*. La même année de Bary prouve que les « Brandpilze » (Urédinées et Ustilaginées) sont bien réellement des champignons parasites de certaines plantes. Il étudie le développement de quelques-unes d'entre elles. Les anciens et beaucoup d'agriculteurs de l'époque

[1] Berkeley dit dans son *Introd. to Crypt. bot.*, p. 315 : « Fries gifted with that innate tact which divines affinities, though from untoward circumstances it has not the power of proving them. »

pensaient que les Rouilles et les Charbons résultaient « de la corruption des sucs et des tissus des plantes, produite par l'action de l'eau, du soleil ».

Unger, en 1833, les compare aux exanthèmes des animaux; sous une influence quelconque, les sucs s'extravasent dans les cavités respiratoires des feuilles, se coagulent, s'organisent et produisent les entophytes.

En 1854, Tulasne établit d'une façon certaine le dimorphisme des Urédinées, plus ou moins soupçonné avant lui, il montre que la Puccinie n'est que la forme tardive de fructification du champignon qui produit en été l'Uredo, celle-là est la spore d'hiver, celle-ci la spore d'été de la rouille du blé. Tulasne a montré que ce dimorphisme est un cas assez général chez les Urédinées, et que les diverses formes de téleutospores qui ont servi à caractériser les genres Puccinia, Phragmidium, Uromyces, etc., ont été précédées à une époque antérieure de l'année par diverses sortes d'Uredo, tout comme la rouille noire a été précédée de la rouille orangée.

En 1863-65-66, de Bary entreprend de nouvelles études sur le polymorphisme des Urédinées ; il établit expérimentalement la connexité des Aecidium et Aecidiolum avec les Uredo et les Teleutospores, et en montre l'hétereœcie : les Urédinées possèdent donc des modes de fructification multiples.

Presque en même temps que de Bary, Œrsted faisait des expériences, qui l'ont conduit aux mêmes résultats, sur l'*Aecidium Berberidis* et le *Puccinia graminis* (voir *Journ. Hort. Soc. Lond.*, nouvelle série, I, p. 85). Il étendit plus tard ses expériences à d'autres Urédinées ; il montre, entre autres faits, que Rœstelia et Posidoma ne sont que des formes d'une même plante.

Après son premier travail sur les Urédinées, de Bary avait fait, en 1854, sa belle découverte de la relation qui existe entre l'Aspergillus *(A. glaucus)* et l'Eurotium *(E. herba-*

*riorum* Fresenius). Ces deux formes si diverses, que l'on croyait absolument étrangères l'une à l'autre, se trouvaient être les états fructifères d'une seule et même espèce, pouvant se montrer sur le même mycelium.

La découverte du polymorphisme des appareils reproducteurs, bien établie par les travaux que nous venons de mentionner, avait de quoi enflammer des imaginations ardentes. Elle suscitait bientôt, en effet, les travaux de Hollier, Bail, Homann, etc., qui passèrent bien vite du polymorphisme des espèces à celui des genres, puis à un polymorphisme sans bornes. « L'imperfection relative des instruments micrographiques, l'absence de données quelque peu certaines sur la physiologie et la morphologie des champignons, le bouleversement que les récentes découvertes introduisaient dans la classification, la question des générations spontanées, revenue sur le tapis et que n'avaient pas encore élucidée les expériences de Pasteur, toutes ces circonstances réunies contribuaient à former pour la mycologie une période de crise d'où sortit le polymorphisme[1]. »

Déjà, en 1852, Spring avait découvert, dans un œuf de poule, un petit champignon à l'état mycélien qui, inoculé à d'autres œufs frais, donna lieu à des métamorphoses étonnantes; il produisit, en effet, des formes auxquelles il donnait les noms de *Periconia ramosa* et *pulverulenta*, *Aspergillus incrassatus* et *glaucoïdes*, *Sporotrichum sulphureum*, *Hemiscyphe trigemina*, Mucor et enfin *Penicillium glaucum*, et un mycelium rayonnant indéterminé provenant sans doute de la germination d'un amas de spores de quelque moisissure commune, Aspergillus ou Penicillium. Spring partait, dans ses expériences, d'un mycelium indéterminé et qui pouvait bien provenir de plusieurs espèces; de plus, il ne s'entourait dans ses cultures d'aucune des précautions minutieuses dont les mycologues

[1] Gilkinet (1875, p. 31).

actuels ont reconnu l'absolue nécessité. Robin faisait déjà ressortir en 1853 l'insuffisance des observations de Spring.

En 1854, Hoffmann croit voir le *Trichothecium roseum* (qui d'après les figures qu'il en donne est certainement un Cephalosporium) se transformer en *Acrostalagmus cinabarrinus* Corda ou *Verticillium ruberrimum* Bonorden. Cette façon de voir fut d'abord confirmée par Bail, puis réfutée par Lœw (1874) qui montra que l'Acrostalagmus vit en parasite sur le Cephalosporium, fait qui expliquait la fréquente association de ces deux êtres.

Bail semble avoir introduit le premier, en 1856, l'idée de la variabilité des champignons comme étant liée au substratum, au médium, et à diverses circonstances extérieures, mais c'est en 1857 que, dans sa dissertation inaugurale, il remit en honneur la question du polymorphisme, qui, malgré quelques travaux, était tombée en discrédit depuis Turpin. Il laisse à l'air du malt préalablement cuit, et ne tarde pas à voir s'y développer une Mucorinée qu'il nomme Mucor I, puis le *Penicillium glaucum* et un Mucor II un peu différent du premier. Les deux Mucor, semés dans le moût de bière, bourgeonnent dans plusieurs directions, et les bourgeons produits sont soumis eux-mêmes au même mode de germination. Bail avait ainsi fait la découverte fort importante de la végétation en levure de certaines mucorinées, malheureusement il se croit « forcé de considérer ces éléments comme formés par un Hormiscium » voisin d'*Hormiscium cerevisiæ*, c'est-à-dire de la levure de bière. Les spores du Penicillium peuvent quelquefois aussi bourgeonner en Hormiscium sur le même liquide, il conclut de ses expériences que la plupart des champignons, dans une solution fermentescible, bourgeonnent à la façon des levures. Il est fort difficile de dire, selon lui, à quel champignon appartient la levure de bière, parce que celle-ci est héréditairement fixée dans cette forme levure et que le retour à la forme normale en est devenu impossible ou très difficile. Quelquefois aussi, le filament germinatif donne, outre la forme

Hormiscium, des formes Oïdium et Torula, qui ne sont donc point autonomes, mais équivalent à un développement incomplet des champignons, causé par les influences extérieures.

Berkeley dans son *Introduction to cryptogamic botany*, 1857, émet des idées fort analogues à celles de Bail. « Il a été prouvé par moi et M. Hofmann, dit-il (p. 242), en suivant le développement individuel de globules de levures, sur une goutte de liquide environnée d'air dans une cellule close, qu'elles ne sont que le propre fruit d'un Penicillium, et que ce Penicillium a été observé, en maintes circonstances, croissant sur les matières en fermentation. Il est tout à fait clair, ajoute-t-il, que la levure est simplement un état anormal d'un champignon très différent d'ordinaire, et forcé à un mode particulier de développement par sa position submergée. »

Il croit également que les Saprolegnia et les Achlya, avec leurs zoospores mobiles, sont simplement des états submergés d'espèces de Mucor. Il y aurait, en outre, une foule de mycelium produits dans les infusions végétales et minérales, attribuées aux algues, qui ne sont rien moins que des formes submergées confervoïdes de champignons. Il dit d'ailleurs (p. 299) : « En fait, la levure n'est rien plus qu'un état particulier du Penicillium, qui est devenu apte à se propager sans porter de fruits parfaits. Il pense aussi (p. 300) que le Penicillium peut produire la fermentation du vinaigre. Cette production de levure dépend, pour lui, de l'extrême facilité avec laquelle certaines moisissures peuvent s'adapter à des circonstances particulières. Il fait cette observation exacte, que les Coremium doivent être considérés comme provenant de la réunion en une sorte de colonne de nombreux Penicillium (p. 812 et 370).

La même année (1857), Speerschneider déclare que le *Peronospora devastatrix* de la pomme de terre est le même végétal que le *Fusisporium solani*. De Bary réduisit à néant cette affirmation dans ses travaux sur les Péronosporées.

John Lowe identifie plusieurs champignons parasites, tels qu'*Achorion Schonleinii* et *Aspergillus glaucus*.

La période aiguë du Polymorphisme, sévit de 1860 à 1870. Ses partisans remplissent de leurs écrits les revues allemandes et surtout la *Botanische Zeitung* de von Mohl et de Bary. Nous abrégerons l'analyse fastidieuse de ces travaux.

Bail (1860) prétend que l'*Empusa muscæ* n'est pas une espèce différente du *Mucor Mucedo*. Des mouches malades de l'Empusa, mises dans l'eau, produisent bientôt l'*Achlya prolifera*. L'Empusa lui-même aurait son origine dans la levure ; il fait encore entrer dans ce cycle de développement l'*Isaria farinosa* et le *Botrytis Bassiana*. Zabel arrive a des résultats très approchants. Griffith et Henfrey (1860) adoptent la relation levure de bière et *Penicillium glaucum*.

Puis Hoffmann publie un travail (1860) sur l'histoire naturelle des ferments, dont les *Annales des sciences naturelles* donnent une traduction. Il se propose pour but principal de rechercher l'origine des levures ou de la levure. Il recherche pour cela, quels sont les champignons qui peuvent se rencontrer sur les fruits. Il y trouve surtout : Stemphylium, Cladosporium, Oidium, Monilia, Torula. Si ces moisissures sont mises à germer dans « une goutte d'eau distillée à l'abri de toute poussière extérieure », on les voit déjà, après vingt-quatre heures, donner des touffes de filaments germinatifs « avec un grand nombre de véritables cellules de ferment... On voit aussi fréquemment dans la liqueur des Bactéries, et pas très rarement des animalcules infusoires. Dès lors, le mot de ferment ou levure est une expression collective et non pas le nom d'une espèce végétale. » On se demande si les animalcules infusoires sont compris dans le cycle d'évolution de la levure ! Si la levure peut provenir de toutes sortes de moisissures, elle dérive surtout du *Penicillium glaucum* ou de l'*Ascopohora Mucedo*, qui sont des Hyphomycètes les plus répandus et les plus abondants dans le voisinage de l'homme, sous tous les climats, et qui, se développant sur des milieux très différents et dans presque toutes sortes de conditions, possèdent une amplitude de végétation extraordinaire. Hoffmann dit à ce propos

qu'il a observé avec certitude le passage du *Penicillium glaucum* au *P. candidum* et à une forme d'un jaune soufre, ce qui est bien possible, et au *Coremium glaucum*, ce qui est vrai et avait été déjà indiqué par Berkeley en 1847. Chemin faisant, il vérifie « la belle découverte de Speerschneider » dont nous vous avons parlé, et conclut que « ses observations personnelles, comme celles de cet habile observateur..., ont résolu, dans sa partie essentielle, un problème qui a tant occupé les esprits et mis en mouvement tant de plumes ». Hoffmann tire encore de ses découvertes « que la levure ne provient pas de l'air comme le disait Schwann, mais des différents champignons qui occupent la surface du fruit ». Mais d'où viennent les spores de ces champignons ? C'est ce que Hoffmann néglige de nous enseigner.

Wreden, dans un domaine beaucoup moins grandiose, dit que l'*Aspergillus flavescens* est une modification produite par le substratum de l'*Aspergillus glaucus*.

Bail, en 1861, étend et confirme ses observations premières. Son Mucor pouvait donner encore d'autres formes : dans le moût de bière, c'était *Hormiscium cerevisiæ ;* sur les mouches, l'*Empusa muscæ*, et *Botrytis Bassiana* sur les vers à soie. Ce dernier rachetait ses méfaits en produisant la fermentation du vin.

Mais voilà que s'ouvre à nouveau l'ère de la génération spontanée, que semblaient avoir fermée depuis longtemps les expériences de Spallanzani, Schulze et Schwamm, Schrœder et Dusch, etc. C'est Pouchet (1861) et ses élèves Joly et Musset qui la rouvrent avec éclat. Pendant de longues années, cette question soulèvera des débats passionnés dont l'Académie des sciences et l'Académie de médecine seront les principaux théâtres, et où Pasteur triomphera, ruinant à jamais la théorie de la génération spontanée *actuelle*.

Pouchet, en 1861, communique à l'Académie des sciences son impression sur l'origine de la levure. Il pense qu'elle ne représente nullement une entité, mais simplement la semence

de végétaux inférieurs. C'est ainsi que la levure du cidre équivaut à une Mucorinée, ou à un Aspergillus qui, certainement, mériterait bien le nom de Polymorphus qu'il lui octroie.

Pour MM. Joly et Musset, la levure de bière est en réalité un amas de spores naissant spontanément au sein des liquides. Ils en ont vu sortir le Penicillium. Mais cette année même, Pasteur répond victorieusement à Pouchet et à Joly.

Carter (1862 et 1863) prétend voir la transformation du *Mucor stolonifer* en Achlya.

En 1863, E. Cœmans, à propos d'un travail sur le polymorphisme des Mucorinées, constate la période de crise que traversait, surtout à cette époque, la mycologie : « Tout nous annonce, dit-il, qu'il faudra abandonner un jour, et peut-être bientôt, les anciennes idées sur l'espèce mycologique, et rectifier les principes qui ont guidé nos devanciers. » Et il ajoute à cette constatation de sages réflexions : « Il faut être en état de réédifier avant de songer à renverser l'ancien édifice ; et il sera long et pénible, ce travail de revision et de reconstruction d'une science aussi vaste que la mycologie. Dans cet état de choses, le besoin le plus pressant de la science *n'est pas tant de décrire et de faire connaître des espèces nouvelles que d'étudier et de mieux comprendre les espèces anciennement connues. Aux travaux phytographiques il faut substituer les recherches biologiques :* là se trouve tout l'avenir de la science » (p. 69).

Malheureusement, M. Cœmans se laisse entraîner trop loin par sa foi au polymorphisme, il trouve au *Pilobolus ædipus* dix appareils reproducteurs : deux espèces de sporanges, deux espèces de chlamydospores et deux espèces de conidies, sans compter des variations de moindre importance de ces dernières qu'il rattache à deux types : Penicillium, et Fusidium ou Torula. Ces deux types, dit-il, se rencontreront encore souvent dans les formations conidiennes d'un grand nombre d'Hyphomycètes. Il étudie encore le *Rhizopus nigricans*, auquel il trouve aussi : 1° deux sortes de sporanges (il parle de spo-

ranges prolifères que nous avons eu l'occasion d'observer plusieurs fois chez cette espèce) ; 2° des Pycnides, ressemblant à ceux de l'*Erysiphe pannosa* ; 3° des Chlamydospores ; 4° enfin des conidies, provenant (naturellement) de la transformation du mycelium du Rhizopus en *Penicillium glaucum*.

Le botaniste belge, qui se méprend sur la portée des travaux de Tulasne et de Bary, ajoute : « Cette dernière découverte m'a causé le plus sensible plaisir, puisqu'elle vient confirmer l'opinion de deux de nos plus illustres mycologues, MM. L. Tulasne et A. de Bary, sur l'hétéronomie du *Penicillium glaucum* » (p. 187). — Malgré cette satisfaction intime, l'auteur est pris d'une terreur legitime en considérant son œuvre « et les bouleversements qui en seront la conséquence » (p. 70).

Pour peu que Pouchet fût possédé des mêmes scrupules, il dut être bien plus ému encore en réfléchissant à son ouvrage paru en 1864. Il avait fait des expériences qui le conduisaient à d'extraordinaires résultats : ainsi, des spores de diverses moisissures produites dans un liquide, et transportées dans une portion différente du même liquide, ne produisent jamais une espèce identique à celle qui a été ensemencée !

Il appuie ses idées sur soixante et une expériences, mais l'une d'elles mesure mieux que toute autre la largeur des vues du physiologiste de Rouen : des sores de *Nephrodium filix mas* étaient agités dans un moût de bière soigneusement privé de levure et filtré, ce liquide ne tarda pas à donner lieu à une fermentation, mais la levure obtenue était hybride ! M. Gillkinet (p. 15) ajoute ironiquement : « Pouchet ne nous dit pas si la forme obtenue était intermédiaire entre cette levure cérévisique et le *Nephrodium filix mas*. » Il obtient des résultats semblables avec les sores du *Polypodium vulgare*.

En 1865 apparaît Hallier, un des principaux soutiens du polymorphisme. Ses nombreux travaux lui valurent à l'époque une certaine notoriété, mais il est totalement oublié aujourd'hui.

. Dans un premier travail, il étudie un champignon qui s'est formé sur l'épithélium de la bouche, dans un cas de diphtérie ; les granulations qui le composent, ensemencées sur glycérine, donnèrent un mycelium dont les éléments avaient l'épaisseur des filaments les plus gros du *Penicillium glaucum*.

Dans son deuxième mémoire (1865) il va plus loin ; il remarque que le *Leptothrix buccalis* est toujours mêlé, dans la bouche où il se développe habituellement, au *Penicillium glaucum*. Cela lui donne l'idée d'une relation entre ces deux formes. Pour la vérifier, il sème dans l'eau des spores de Penicillium. Elles donnèrent des zoospores, et celles-ci le Leptothrix. D'où il conclut que le Leptothrix est le résultat d'une modification des conidies. Une autre preuve lui en est donnée par le fait suivant : ayant absorbé beaucoup de spores de *Penicillium glaucum*, probablement au cours de ses recherches, il fut pris d'une forte diarrhée ; or, il trouva une grande quantité de Leptothrix dans ses déjections ! Il étudie ensuite son Leptothrix considéré comme levure. Plus loin, il ensemence sur citron des levures qui se trouvent à la surface des organes génitaux dans le diabète sucré ou sur les plaques du Pytiriasis, et il obtient le Penicillium.

Ayant semé dans l'huile le Penicillium, il s'y développait en Torula ou Hormiscium ; il devait se produire une modification semblable lorsque le Penicillium se trouvait en contact avec le contenu huileux des cheveux, et dans ces conditions il causait l'Herpes tonsurant. Cette observation confirmait les vues du Dr Pick.

Salisbury (1864), en Amérique, étudiait comme Hallier les champignons des maladies et avec le même esprit.

Mais Hallier n'interrompt point la série de ses découvertes. En 1866, dans un travail sur le développement du *Penicillium glaucum*, il distingue huit périodes de végétation : 1° *Moisissure* (Schimmelreihe). C'est la forme à pinceaux des conidies en chapelet. La forme du pinceau varie suivant le milieu ; 2° *Achorion* qu'on trouve généralement sur l'homme et aussi

sur quelques liquides ; 3° *Levure articulée* (Gliederhefe) sur le lait; 4° la *Plante à Sporanges* (Sporangien-Pflanze) qui se produit par germination des cellules de la levure articulée, dont les filaments germinatifs, en copulant, engendrent la plante à sporanges, laquelle produit des thécaspores ; 5° *Leptothrix* ; 6° *Levure Leptothrix* syn. *Cryptococcus cerevisiae* qui naissent du noyau des cellules des formes précédentes germant dans l'eau ou dans une solution fermentescible très étendue ; 7° *Levure Torula* ou *Hormiscium*, apparaissant dans les solutions fermentescibles ; 8° la *Levure conidienne* (Konidien-Hefe) qu'on observe dans les substratum riches en huile, et qui se produit par bourgeonnement des chapelets de conidies de la forme en pinceaux.

Il avance assez timidement encore (p. 14) que beaucoup de moisissures présentent les trois séries de formes suivantes dans leur développement : 1° *Plante à pinceaux de conidies* (Pinselkonidienpflanze) ; 2° *Plante à conidies articulées* (Gleiderkonidienpflanze); 3° *Plante à Sporanges*. Il revient sur la question quelques mois après, pour bien affirmer que le *Mucor Mucedo*, synonyme pour lui de *M. racemosus* Fr. est bien la plante à asques du *Penicillium crustaceum*. Il a obtenu des hybrides de Penicillium et d'Aspergillus.

Le 18 mai 1866, Hallier étend le polymorphisme de son Leptothrix-levure aux Péranosporées. Il découvre un cycle Penicillium-Sclerotium et, chose encore plus grave, ce Sclerotium, dans un milieu humide, donne après deux ou trois semaines un Agaricus, probablement le *Coprinus stercorarius* Fries. Le 25 mai 1866, il constate le polymorphisme étendu de l'*Aspergillus glaucus* qui, en milieu fermentescible, donne d'abord la forme Achorion comme le Penicillium, puis le *Sporidesmium polymorphum* Cord. qui, cultivé, devient à son tour le *Microsporon furfur*. L'Aspergillus présente encore dans le cycle de ses formes le *Stachylidium parasitans* LK. *Acrostolagmus parasitans* Corda, etc. Puis il affirme la nature de la maladie du *Favus* (in *Iena Seit* etc.), qui serait produite

par le *Penicillium glaucum*, dont l'agent serait tout bonnement une forme de ce végétal.

Hallier revient souvent encore sur les sept ou huit séries de formes de développement que nous avons déjà données. Ces séries forment un cercle immuable dans lequel Hallier fera rentrer tous les champignons, et, partant de cette idée, il s'était construit avec beaucoup d'aisance une théorie, qui n'a jamais servi d'ailleurs qu'à lui seul.

Le tableau suivant montrera comment Hallier faisait entrer le *Penicillium* et l'*Aspergillus* dans sept séries [1].

| SÉRIES | *PENICILLIUM* | *ASPERGILLUS* |
|---|---|---|
| 1° Moisissure. . . . . | Penicillium : 1° Fructification en pinceau : Penicillium ; 2° Plante articulée : Oidium ; 3° Plante sporangiale : *Ascophora mucedo*. | Aspergillus. |
| 2° Achorion . . . . . | *Achorion Schönleinii* . . . | Pytiriasis versicolor. |
| 3° Leptothrix . . . . | *Leptothrix buccalis* ; Bacterium auctor. plurim. . . | Leptothrix un peu plus délicat. |
| 4° Leptothrix-levure . . | *Cryptococcus cerevisiæ*, syn. de Leptothrix-levure . . | S'obtient par la culture du Leptothrix-aspergillus dans le sirop de sucre. |
| 5° Torula-levure . . . | Torula syn. Hormiscium . . | Par semis des spores en pinceau, sur le sirop de sucre. |
| 6° Levure articulée. . . | . . . . . | Levure articulée spéciale. |
| 7° Levure acrosporée. . | *Trichophyton tonsurans* . . | Par semis des spores sur l'huile. |

[1] Emprunté à *Schulze's... Die Pflanzen-Parasit.*

Puis (14 septembre 1866) c'est le *Puccinia coronata* qui à son tour devient capable de prendre la forme levure. Le 14 décembre 1866, il étudie la forme Coremium du *Penicillium glaucum*. Il prétend aussi que le *Chaetostroma* de Cormicheli provient d'une agrégation d'Aspergillus présentant des phénomènes de prolifération, qui affectent les stérigmates le plus souvent. Il figure quelques pieds d'Aspergillus ainsi modifiés, qui sont semblables à certaines des formes que nous avons décrites chez l'*Aspergillus variabilis*, et qui se rencontrent encore chez beaucoup d'Aspergillus. Mais il va beaucoup trop loin lorsqu'il identifie toutes les parties de son Chætostroma à des Aspergillus ainsi modifiés. Quand ceux-ci revêtent un aspect penicilloïde, ce qui est fréquent, il explique le fait en admettant qu'ils résultent de la copulation d'un Aspergillus avec un Penicillium.

Sander (8 juin 1866), en faisant germer le *Penicillium crustaceum* dans divers liquides, ne peut parvenir à obtenir les Leptothrix de Hallier, mais finit par avoir des formes levures (fig. 12).

Nous allons revenir à Hoffmann, l'émule de Hallier; il n'avait point interrompu ses recherches et avait même inventé une « machine à cultures pures » (Dunströhre zur Reincultur), décrite dans *C. R.*, 1865, p. 633 ; *Dingler's polytechn. journal*, 1865, p. 241, Bot. Zeit. 1865 ; *Mycologische Berichte*, p. 348-49). Ainsi armé, il fait connaître que la levure n'est point une forme autonome, mais un état végétatif du mycelium du *Penicillium glaucum* et plus rarement du *Mucor racemosus*, ou d'autres moisissures qui, à l'air, donnent leur formes conidiales ordinaires et, à l'abri de cet agent, font retour à la forme levure.

Comme Hallier, Hoffmann s'occupe du champignon du favus (2 août 1867), mais les plaques de celui-ci lui donnent un Mucor et non le Penicillium. Il pense que le favus de Hallier devait contenir, accidentellement, des spores de Penicillium. Plus tard, des poissons de l'aquarium de la serre du Jardin bota-

nique de Giessen étant devenus malades et quelques-uns ayant succombé, Hallier trouva sur l'un d'eux le *Saprolegnia monoica* Pringhseim. Ensemencé sur pomme de terre, il produisit le *Mucor Mucedo* Fries. D'autres poissons, dans les mêmes circonstances, montrèrent toujours une Saprolegniée qui donna naissance au même Mucor. Des poissons sains, ayant été inoculés avec le *Mucor mucedo*, un d'entre eux mourut, visiblement entouré par un champignon qui reproduisit les tubes en massue avec zoospores de la Saprolegniée. Il est évident que, dans ses cultures impures, Hoffmann avait constamment associé le Mucor et la Saprolegniée : quand le milieu de culture était la pomme de terre, c'était le Mucor qui, favorisé par le contact de l'air, développait en abondance ses sporanges et primait dans l'association ; dans l'eau, sur le poisson, c'était la Saprolegniée, normalement aquatique, qui devenait prédominente et fructifiait.

Hallier (mars 1867), à qui il faut sans cesse revenir, nous fait connaître ses idées sur la fermentation. Suivant les milieux fermentescibles, elle est produite par la forme levure du *Penicillium crustaceum*, du Mucor et de l'*Aspergillus glaucus*, ou par les Leptothrix. Il fait à nouveau l'histoire du Penicillium que nous savons déja. Il fait remarquer que si les observateurs antérieurs n'ont pas vu les étonnantes transformations qu'il relate, c'est qu'ils ne s'entouraient probablement pas comme lui de minutieuses précautions, ne disposaient pas d'aussi forts grossissements, et n'avaient pas une aussi grande habitude que lui, de ce genre d'observations microscopiques. Aussi, découvre-t-il encore que l'herpès tonsurant peut provenir de l'*Ustilago carbo!* Il trouve de plus (*L. V. S.*, 1867) que les spores du *Tilletia caries* Tul. germent en donnant dans les liquides, par division du plasma, des petites sphères (Micrococcus) analogues à celles trouvées par Klob et Thomé dans les déjections des cholériques. De plus, le Tilletia peut donner directement, non seulement le Penicillium, mais aussi Aspergillus, Ustilago, Tilletia, Achlya, etc. Hoffmann lui-même en

est outré, et se demande si Hallier ne va pas englober tous les champignons, dans le fameux cycle dont l'origine est son Leptothrix et le Penicillium.

Puis Hallier s'occupe du « champignon qui produit le Choléra ». Il serait dû à un *Urocystis* croissant dans l'Inde, et rentre dans le cycle Mucor-Tilletia, etc. Dans l'Inde, il croît sur le riz, mais il ne végète chez nous que dans l'intestin de l'homme, car là seulement il trouve une température à peu près semblable à celle de l'Inde !

Hallier, réunit dans un même cycle les *Mucor racemosus* et *mucedo* et *Ascophora elegans*, l'une ou l'autre forme apparaît suivant le milieu. L'Empusa inoculé à des mouches produisit quelquefois des cellules plus ou moins arrondies, capables d'engendrer la levure et de produire des fermentations lorsqu'elles étaient semées sur des solutions fermentescibles. L'*Empusa muscæ* fait partie d'un cercle dont la forme primitive est le *Mucor Mucedo*, qui peut encore produire, dans l'eau, l'*Achlya prolifera*, et dans le moût de bière, le *Saccharomyces cerevisiæ*.

La question du Choléra hante toujours l'esprit des polymorphistes, qui ne s'accordent d'ailleurs pas du tout sur ce sujet. Thomé (1867) l'attribue à un champignon qu'il nomme *Cylindrotaenium choleriæ asiaticæ*, lequel, ensemencé sur divers milieux, entre autres sur du pain arrosé de sirop de sucre et fortement imprégné de salive, donne des levures, des mycelium divers et l'inévitable *Penicillium glaucum*.

A l'exemple d'Hallier, Lüders, Karsten puis Huxley, prétendent enfermer dans un même cercle de développement les Bactéries et les levures.

Enfin, en 1868, Hallier publie son dernier ouvrage : la « *Phytopathologie* », travail volumineux où il résume ses théories et essaie de mettre un peu d'ordre dans ce qu'il a avancé. Il apporte encore quelques faits nouveaux, du même genre que ceux qu'il a énoncés antérieurement. Les Leptothrix (qui sont de simples bactéries) peuvent aussi être produites par des champignons supérieurs, comme les Bolets et les Agarics, et

surtout par les basides et les paraphyses de ces champignons. Il résume les phases possibles du *Penicillium crustaceum :* les spores laissent sortir leur noyau qui est généralement mobile, c'est le Leptothrix ; celui-ci se multiplie par division donnant des Micrococcus, constituant une très petite levure apte à produire la fermentation putride. Si le milieu peut subir la fermentation alcoolique, Leptothrix ou Micrococcus se gonflent et bourgeonnent, donnant le *Cryptococcus*, qui quelquefois s'allonge et se divise par étranglement, pour former l'*Arthrococcus*. Quant aux formes aériennes, les principales sont représentées par un état acrosporé (Penicillium) et un état thécosporé (Mucor). Il fait encore rentrer le Pleospora dans un cercle Botrytis-Tilletia-Rhizopus-Erysibe-Micrococcus-Levure, et donne les résultats d'un certain nombre d'autres observations du même genre.

Dans un congrès des naturalistes allemands tenu à Francfort, Bail, Hoffmann, Hallier, renchérissent sur leurs théories. Hoffmann affirme qu'il n'y a pas de champignons, de ferments proprement dits ; les moisissures les plus répandues produisent les diverses fermentations suivant les circonstances. Bail, dont les observations sont analogues à celles d'Hoffmann, se plaint de l'opposition que fait de Bary. Woronine répond, au nom du maître, qu'il refusera d'admettre la transformation des levures en Mucor ou Penicillium, tant qu'il ne l'aura pas vue s'effectuer sous le microscope.

De Bary avait essayé, dès 1886, de s'opposer à cette façon d'envisager le polymorphisme (*Morph. u. P. d. P.* p. 181), car son opinion était faite, ayant tenté d'obtenir la transformation Mucor-Saprolegnia ou Penicillium-Mucor-Levure sans jamais y réussir.

Il fait remarquer que la grande diffusion des spores de levure est une cause d'erreur; que certains Mucor peuvent donner des corps (Brutzellen) capables de produire une fermentation, mais n'ayant qu'une ressemblance lointaine avec la levure: que d'autres champignons : *Dematium pullulans*, etc.,

peuvent germer en prenant l'aspect de levure, mais sans jamais produire de fermentations. Mais, tant il est vrai que ce genre de recherches est délicat et sujet à l'erreur, de Bary lui-même se laisse prendre, quand il admet que tous les vrais Mucor sont de simples variétés d'une seule et même espèce, le *Mucor Mucedo*, qui embrassait d'après lui jusqu'au *Thamnidium* et au *Chætocladium*. Il considérait le *Chætocladium Jonesii* Fres, comme une forme conidienne du *Mucor Mucedo* car, disait-il, on ne peut séparer Chætocladium du Mucor qu'en opérant une rupture entre eux. M. Van Tieghem, après avoir admis également leur filiation, a démontré (1873) l'indépendance de ces êtres, et il a établi que les soi-disant conidies ne sont que des sporanges monospermes. Ce que de Bary avait pris pour de la continuité organique était dû au parasitisme.

De Bary écrit, en 1867, un ouvrage sur le Choléra, spécialement pour démontrer l'inanité de la méthode employée par Hallier et les erreurs où elle l'a conduit. Il constate que les appareils dont il se sert pour ses cultures peuvent empêcher la pénétration de spores provenant de l'extérieur, mais qu'ils ne le mettent pas à couvert contre le mélange de spores qui peut exister dans la matière où il fait ses prises. Il suit point par point les résultats obtenus par Hallier dans ses recherches sur le soi-disant champignon du Choléra, et dévoile ses erreurs; nous retiendrons seulement de ce travail ce qu'il dit de la nécessité de la continuité organique pour pouvoir établir la relation de formes diverses. « Il est clair, dit-il, que pour prouver qu'un organisme est un stade ou un produit du développement d'un autre, il faut s'assurer de la *continuité organique* qui doit, à un moment donné tout au moins, exister entre deux états distincts de développement ou les générations successives de l'espèce visée, autrement dit, voir d'une manière non douteuse que A sort de B et de quelle façon il en sort, après avoir pris au préalable ses précautions pour que A ne s'introduise pas dans B pendant les cultures, ou ne préexiste pas dans celles-ci. »

Si les polymorphistes dont nous avons parlé s'étaient inspirés des sages préceptes de de Bary, la littérature mycologique n'eût pas été encombrée de tous les travaux inutiles que nous avons mentionnés.

Le dogme de la continuité organique peut quelquefois cependant manquer de sanction certaine, dans des cas très réels de polymorphisme : ainsi, un champignon peut, dans des circonstances particulières, ne donner qu'un seul de ses appareils reproducteurs ; une spore de ce champignon, transportée sur un milieu différent du premier, pourra y user d'un autre mode de reproduction, déterminé par les nouvelles circonstances dans lesquelles il se trouve, et cela sans qu'il subsiste de trace du premier appareil. On ne connaît ici la continuité des deux formes que parce que l'on sait que l'on a obtenu l'une au moyen des spores que l'on a prises sur l'autre. On conçoit que les manipulations et le transport pour les ensemencements permettent la possibilité de l'introduction de spores étrangères, venant fausser les résultats, c'est ce qui fait une des difficultés de ce genre de recherches. Pour obvier le plus possible à cette cause d'erreurs, il faut, outre l'application d'une technique rigoureuse, multiplier les expériences, qui, dans les mêmes conditions, devront toujours produire les mêmes résultats.

Bien avant que la technique et la méthode n'eussent atteint le haut degré de perfectionnement qui en font aujourd'hui des instruments précieux et sûrs de recherche, les frères Tulasne, qui jouissaient des loisirs et des moyens que donne la fortune, écrivaient leur *Selecta fungorum* (1861-65), monument impérissable élevé à la science mycologique et spécialement à la théorie du polymorphisme des appareils reproducteurs des champignons, polymorphisme qu'ils ont traduit sur des planches qui, en plus de leur valeur technique, sont de véritables œuvres d'art. C'est ainsi que, grâce à leur sagacité et à leur prudence, ils parvinrent à réunir un très grand nombre de Mucédinées à des champignons supérieurs, sans que l'on

ait pu souvent, par la suite, mettre en défaut l'exactitude de leurs observations.

Le polymorphisme des Tulasne et des de Bary, si raisonnable qu'il fût, rencontra une opposition acharnée chez les partisans des anciennes idées, dont le représentant le plus agressif était Bonorden (1860-64), qui tenait pour l'autonomie de toutes les formes d'Hyphomycètes.

Mais il nous faut revenir aux élucubrations d'Hoffmann, qui publia en 1868 un grand mémoire sur les Bactéries, qui lui valut le prix Desmazières, décerné par l'Académie des sciences de Paris, et fut traduit dans les *Annales des sciences naturelles*. Il donne quelques détails vrais et intéressants sur ces végétaux et ne souscrit pas à la théorie du Micrococcus de Hallier. Il constate qu'une agitation ou quelque courant hydrostatique peut entraîner « même les Bactéries inertes, et les pousser d'un côté ou d'un autre, jusqu'à ce que ces petits corps rencontrent un obstacle quelconque, tel qu'un filament de mycelium ou les bords de la goutte de liquide observée ; là ils s'accumulent par milliers, comme les feuilles que l'automne répand à la surface des ruisseaux, et que les branches qui y plongent arrêtent dans leur course. Ce phénomène a fait croire à certains observateurs que les Bactéries et leurs analogues s'échappaient de l'intérieur de certains filaments fongins où elles auraient été engendrées aux dépens du plasma. Mais on remarquera que ces corpuscules se rangent aussi bien le long d'un fil de soie qui sera tombé par hasard sur le champ du microscope. » Malheureusement, après avoir parlé des Bactéries d'une façon sensée, l'auteur reprend son thème favori Levure-Penicillium ; il dit (p. 51, A. S. N.) : « Aux types fongins que j'ai d'abord obtenus de la culture de la levure de bière, et qui sont le *Penicillium glaucum*, les *Mucor racemosus* et *Mucedo*, etc., l'*Oidium lactis*, l'*Acrostalagmus cinnabarinus* ou *Verticillium ruberrimum* (mihi, olim), les *Sporotrichum murinum* et *candidum*, et le *Polyactis vulgaris*, viennent s'ajouter aujourd'hui, d'après mes dernières expériences, plusieurs

autres espèces. Sur la fiente bouillie du mouton, placée dans un tube approprié (Dunstrohr), j'ai obtenu une sorte de Sporotrichum, le *Cephalosporium Acremonium* Corda et le *Sporocybe byssoides* Bonord... J'ai obtenu de la levure des Mucédinées les plus diverses, telles que le Penicillium, le *Botrytis polymorphum*, les Mucor, etc... J'ai vu sortir à la fois de la levure du vin un Penicillium et probablement un Mucor. » Ailleurs, p. 55 : « J'incline à attribuer la formation du vinaigre, par oxydation de l'alcool, à un mycelium, et tout d'abord au mycelium du *Penicillium*. » Il réitère qu'il n'y a point de ferment spécifique pour chaque genre de fermentation.

En somme, il reste à Hoffmann peu de choses à envier à Hallier, dont il avait cependant raillé les débordements.

Depuis cette époque, la théorie du polymorphisme mal entendu des espèces et des genres entre dans une période de décroissance ; cependant H. Schürtz (1868) revoit le Micrococcus de Hallier et pense que sa forme supérieure sera une Urédinée ou une Ustilaginée, et Hartig (1868) suit encore les errements de Hallier.

Comme on le voit, cette fièvre de polymorphisme sévit beaucoup moins en France que dans les pays étrangers, surtout l'Allemagne ; elle n'y eut guère de retentissement que pour ce qui se rattache à la question des générations spontanées et surtout à celle de l'origine des levures. Les principaux protagonistes de ces théories sont Pouchet, Trécul et Béchamp, qui ont fort à faire pour les soutenir quelque temps contre Pasteur. Cependant, un élève de de Bary, Reess, constatait déjà, en 1869, que le *Penicillium glaucum*, mis à germer dans une solution sucrée à l'abri de l'air, s'y développe comme d'habitude, sans produire ni ferment ni fermentation. En 1870, il découvre la véritable forme ascosporée de la levure de bière et constate l'identité spécifique de beaucoup d'autres levures. C'était un coup terrible au polymorphisme. Il verra cependant encore quelques beaux jours avant de disparaître, grâce aux

*Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons*, de M. J.-B. Carnoy (1870), ouvrage qui obtint le prix quinquennal des sciences naturelles, décerné par l'Académie royale de Belgique. L'auteur y étudie une Mucorinée gigantesque (6 à 9 centimètres) qu'il appelle *Mucor romanus* et que M. Van Tieghem a reconnue être le *Phycomyces nitens* de Kunze. Dans son Introduction, M. Carnoy exprime des idées générales sur le polymorphisme des champignons : « Ces infimes créatures sont d'une mobilité et d'une inconstance sans exemple dans le règne organique ; vrais caméléons qui se métamorphosent sans cesse, vrais Protées qui s'échappent lorsqu'on croit les saisir. C'est à n'en pas croire ses yeux. Que de fois ne nous sommes-nous pas égaré, perdu, dans ce labyrinthe effrayant de formes les plus disparates et les plus inattendues ! Que de fois n'avons-nous pas répété nos expériences, malgré l'évidence qui nous crevait les yeux, dans la crainte d'être pris à un leurre ou d'être victime d'une illusion ! Tour à tour simples cellules sous la forme de levures, humbles Mucédinées sous les dehors les plus variés, gracieux Mucor, Ascomycètes ou Hymenomycètes, ces petites plantes se jouent de la patience la plus héroïque ; on dirait qu'elles se plaisent à dérober le cycle de leur vie aux regards scrutateurs de la science. » Puis, l'auteur dit de très bonnes choses sur la direction que devaient prendre les études mycologiques, qui devront être surtout expérimentales, après s'être trop longtemps bornées dans les phrases d'une diagnose purement morphologique. « Au lieu de créer à tout propos des espèces nouvelles, il serait mieux de se demander si une culture méthodiquement variée ne permettrait pas quelque identification avec une espèce connue. » Il pense aussi qu'il faut « imiter la nature, qui se sert de l'air et du vent pour jeter les spores, quelles qu'elles soient, sur tous les sols possibles ». Malheureusement, l'auteur dédaigne de faire ses cultures en vases clos, sur substratum stérilisé à 120 ou 130 degrés, sous prétexte que l'on ne saurait y apporter des spores pures et

que, par conséquent, cette précaution est illusoire Sans parler des reports successifs qui permettent d'isoler une espèce après un nombre de cultures plus ou moins grand, il nous semble qu'une bonne précaution pouvant empêcher l'arrivée d'un grand nombre de spores étrangères n'est jamais de trop. « Il faut voir de ses yeux la transformation s'opérer », dit M. Carnoy. Nous verrons comment cette continuation de tissu est un critérium illusoire entre les mains de l'auteur précité.

Une première partie du travail de M. Carnoy, spécialement anatomique, contient des observations intéressantes, mais c'est la seconde qui nous concerne spécialement. « Ce serait une grave erreur, dit l'auteur, de croire que la vie des Mucorinées est renfermée dans le cercle étroit d'un mycelicum et d'un appareil fructifère *mucoréens*. Cultivées dans certaines conditions, ces petites plantes déposent la livrée de leur famille pour revêtir celle d'un autre groupe et elles apparaissent alors avec tous les caractères des Mucédinées. » C'est ainsi qu'il distingue dans l'évolution des mucorinées une vie *mucoréenne* et une vie *mucédinéenne*. La vie mucoréenne comprend les formes suivantes : 1° l'appareil sporangifère ordinaire des Mucorinées; 2° les formes secondaires à sporangioles qui répondent à la forme Thamnidium du *Mucor Mucedo* (ces deux formes sont d'ailleurs indépendantes, comme on l'a montré plus tard) ; 3° les formes non sporangiales ou acrogènes ou à macroconidies (végétation des mucor à l'intérieur des liquides, à l'abri de l'air). « Il y aurait tout un traité à écrire sur les formes mucoréennes de valeur secondaire » ; l'auteur nous en fait grâce et passe à l'énumération des formes de la vie Mucédinéenne ; ce sont les formes : 1° Levure, 2° Penicillium, 3° Botrytis, 4° Torula, 5° Ascomycète, et encore « cette espèce est loin d'être aussi polymorphe que beaucoup du même genre » !

Voici comment se produit, d'après lui, la forme levure : il faut placer les spores sur un sol aride ou impropre à la germi-

nation normale ; dans ces conditions, s'organisent à leur intérieur des nodules particuliers, qui deviennent granuleux et sont épanchés au dehors par rupture de la spore. Ces corps grossissent et bourgeonnent : « On reconnaît dès lors que l'on a assisté à la formation d'une *levure véritable.* » D'autres mucorinées peuvent subir cette métamorphose, et donnent des levures « de la nature de celles que l'on a appelées *Cryptococcus*... Dans d'autres milieux on obtiendrait sûrement les deux autres formes : *Protococcus* et *Arthrococcus.* Puis l'auteur dit qu'il n'a pas pu obtenir de germination de ces levures, mais seulement leur pullulation. Il s'inspire des idées de Hallier dont il répète les erreurs. Ses spores de Mucor, placées dans de très mauvaises conditions, subissent en réalité une dégénérescence granuleuse et huileuse, qui communique à leur contenu protoplasmique la forme de corpuscules. Ce sont ces corpuscules que M. Carnoy a pris pour une levure, de taille si exiguë d'après ses figures (pl. VI, fig. 4, *a*, *b*, *c*) qu'il ne saurait être question d'un Saccharomyces, mais bien de productions indéfinissables se confondant avec les Leptothrix ou Micrococcus de Hallier.

Pour obtenir la germination de ces levures, l'auteur se sert d'un milieu sec et peu propre à la fermentation ; il se produit alors le *Penicillium glaucum.* L'auteur croit à une transformation d'une forme dans l'autre ; en réalité, ses levures, dans les conditions où il les a placées, ont promptement péri et des spores de Penicillium, si abondantes partout et ne craignant pas la sécheresse, ont germé en leur lieu et place. L'auteur ajoute (p. 293) : « Nous avons assez de données dans nos notes pour affirmer de la manière la plus catégorique que *tous* les champignons cultivés dans certaines conditions se transforment en *Penicillium glaucum.* » Jamais on avait été aussi loin dans la voie du polymorphisme illimité, sauf peut-être Pouchet qui l'étendait jusqu'aux Fougères. Quand on sème le *Mucor romanus* sur des fèces, les formes qui apparaissent sont celles de Botrytis.

Ce Botrytis, semé sur orange, ne redonne jamais le Botrytis mais un mycelium mucoréen et des fructifications de Mucor ou de Penicillium : « On ne peut se lasser de répéter l'expérience pour se procurer le bonheur de contempler à loisir une pareille métamorphose. Le fait est tellement palpable qu'il crève les yeux. Le nier, c'est nier la lumière du soleil. » M. Van Tieghem, dans ses *Recherches sur les Mucorinées* (1873, p. 268), dit qu'il a bien des fois rencontré sur les excréments de l'homme et des animaux le Botrytis de M. Carnoy, et qu'il n'a jamais pu obtenir la germination de ses spores sur jus d'orange et, en général, sur les jus acides. Si le semis est pur, il ne se produit rien ; s'il est impur, mélangé par exemple de spores du *Mucor romanus (Phycomyces nitens* K.) ou du *Penicillium glaucum*, ces dernières spores germeront et produiront naturellement ces deux dernières plantes; c'est ce qui s'est produit dans les expériences de M. Carnoy. La forme torulienne provient de la fragmentation du mycelium en articles courts.

La forme *Ascomycétienne* se présente sous l'aspect de corps jaunes multicellulaires, sphériques et visibles à l'œil nu, à l'intérieur desquels d'ailleurs l'auteur n'a point vu d'asques : ce sont donc de simples sclérotes, « des ébauches d'Ascomycètes ou d'Hyménomycètes ».

L'auteur conclut de son travail que ces faits pourraient bien entraîner après eux la réunion en un seul groupe des Mucédinées, des Mucorinées et des Ascomycètes ou Hyménomycètes : « Ces quatre formes générales, dont on fait autant de classes, ne sont à nos yeux, que les grandes étapes destinées à être parcourues par une seule et même espèce mycologique, pour achever et clore le cycle entier de son développement. »

En 1872, M. Klein, à la suite d'erreurs du même genre, est conduit à affirmer la transformation des *Pilobolus* en *Mucor*.

Il se servait cependant de cultures sur porte-objet, dans une goutte de jus de fruit, recouverte d'une lamelle, mais il observait le développement et la fructification du Mucor sur le pourtour libre de la lamelle, c'est-à-dire, dans la région la

plus exposée à l'arrivée des spores étrangères qui peuvent encore y germer. M. Van Tieghem (1873, p. 272), a essayé de vérifier ces résultats, mais toujours sans succès.

Aussi bien les spores du *Pilobolus œdipus* que celle du *P. crystallinus* ont refusé de germer en cellule dans le jus de pruneaux cuits, dont se servait M. Klein. Quand le semis avait été pur il ne se produisait rien : « Ce n'est pas, dit M. Van Tieghem, que quelques-unes de nos cultures cellulaires ne nous aient donné aussi du Mucor, et même des Mucor de plusieurs espèces; mais nous nous y attendions à l'avance, car le semis, contrôlé avec soin, nous avait montré une fois, parmi dix-sept spores de Pilobolus, trois spores de Mucor, qui ont en effet développé un vigoureux mycelium qui a abondamment fructifié... Mais, dans d'autres semis, les spores étrangères étaient de nature très différentes et l'on obtenait du *Botrytis cinerea*, de l'*Alternaria tenuis*, etc., plantes qui avaient avec le Pilobolus semé, exactement le même genre de relations que nos Mucor et ceux de M. Klein. »

Mais ce qui prouve bien l'extrême délicatesse de ce genre de recherches, c'est que M. Van Tieghem lui-même s'est laissé entraîner à accorder aux Mucorinées, un polymorphisme plus grand que celui qui les affecte réellement. Il adoptait les idées de de Bary que nous avons antérieurement exposées, et trouvait huit formes au *Mucor Mucedo* (1872), qu'il a rangées dans trois catégories : 1° Appareil sexué; 2° six formes de Sporanges, *Mucor Mucedo*, Chœtocladium, Thamnidium, forme helicostylée (*Helicostylum elegans* Corda), forme circinombellée ; 3° spores mycéliennes, gonidies.

La même année, M. Brefeld publie ses belles recherches sur trois Mucorinées : *M. Mucedo*, Choetocladium et Piptocephalis. Il fait l'histoire complète du *M. Mucedo* et en sépare les autres formes, restreignant à trois le nombre de ses fructifications : Sporanges, Zygospores et Conidies. Il démontre le parasitisme du Chætocladium. A la suite de ce travail, MM. Van Tieghem et Le Monnier rectifient leurs premières

recherches et décrivent comme espèces distinctes les formes qu'ils avaient primitivement attribuées au *Mucor Mucedo* (9 sept. 1872 et 1874, p. 261). Ils attribuent l'erreur de de Bary, et la leur, à ce fait qu'ils n'avaient effectué jusqu'à cette époque, que des semis sur porte-objet ordinaire. Ce procédé, préconisé d'abord par de Bary, permet de suivre le développement d'un champignon depuis la spore jusqu'aux fructifications sans interruption, et a permis à son auteur de passer au crible de la « continuité organique » la plupart des métamorphoses précédemment décrites. Cependant, ce procédé laisse encore quelque prise à l'erreur; la culture n'est point suffisamment protégée contre l'apport de germes étrangers et, de plus, met mal à l'abri des confusions qui peuvent résulter de l'ensemencement et de la croissance simultanée de champignons différents. Aussi, MM. Van Tieghem et Le Monnier inventent-ils un dispositif très ingénieux, connu sous le nom de *cellule de Van Tieghem* (description 1873, p. 263), qui protège absolument la culture, faite dans une cavité entièrement close. Ils recommandent de plus, de semer une seule spore.

Grâce à une technique impeccable, ces auteurs (1873-1875-1876) purent pousser très loin la connaissance de ce groupe important de champignons, qui présentent des faits si remarquables de polymorphisme de l'appareil reproducteur. Ils reconnaissent la grande importance de la question du polymorphisme, dont le bien fondé, assis sur les travaux modernes, doit entraîner la revision de la classe tout entière (1873, p. 231) : « Aujourd'hui, une espèce de champignons ne peut être considérée comme bien connue que si l'on a découvert tous les appareils que son mycelium est capable de produire sans cesser d'être identique à lui-même, et si l'on a déterminé l'ordre suivant lequel ces appareils se succèdent ou alternent dans le cycle de végétation de la plante. » Il faudra, sans se lasser, chercher à découvrir les diverses formes reproductrices dont la connaissance complète peut seule permettre d'assigner

sûrement une place dans la classification. « Le nombre et la nature des appareils reproducteurs que possède une espèce, ne peuvent d'ailleurs être déduits à l'avance d'une loi générale car, suivant les diverses familles de la classe, le cycle de végétation peut embrasser un parcours différent. »

Cette époque correspond à une période fort critique pour la théorie du polymorphisme illimité tel que la concevait Hallier : Cédant sous les coups de de Bary et Woronine, de MM. Van Tieghem, Reess, Brefeld et Cohn, elle tombait déjà en discrédit en Allemagne, malgré l'apparition du travail de M. Carnoy, qui, pour quelques personnes, contenait *la plus grande découverte du siècle*. L'Académie royale de Belgique, qui avait cependant couronné ce travail, voulut assurer d'une façon plus ferme sa conviction, car un de ses membres, Spring, proposa de mettre au concours la question du polymorphisme des champignons.

Ce fut, cette fois, le mémoire M. A. Gilkinet (1874), nettement opposé aux idées polymorphistes, qui fut couronné. L'auteur y retrace d'une plume alerte l'histoire du polymorphisme [1] et démontre quelles causes ont induit Hallier et son école dans l'erreur. Les principales sont : la *substitution* d'une plante à une autre ; on sème un champignon dont les spores meurent, parce que le milieu ne leur convient pas, tandis que d'autres germent à leur place ; une deuxième cause de confusion est le parasitisme, qui fait qu'un champignon peut croître sur un autre et paraître en continuité avec lui.

Ce mémoire suscite les rapports de MM. Morren et Van Beneden, très opposés aux anciennes théories polymorphistes, et celui de M. Bellynck, qui leur est encore favorable et déclare que les « polymorphistes sérieux ne se tiennent pas pour battus et sont prêts à recommencer la lutte ». Cependant, les prophéties du R. P. Bellynck ne se sont guère réalisées, et sauf les

[1] Le mémoire de M. Gilkinet nous a été un guide précieux dans la rédaction de certaines parties de cet historique.

dernières tentatives de Trécul et des spontanéistes, dont les travaux portent surtout sur les levures et les bactéries, la question du polymorphisme rentre dans la voie de la raison et se tient dans la limite de faits dûment constatés à l'aide d'une méthode sûre.

Malgré le travail de Reess (1870), Trécul soutient encore que les levures lactique et alcoolique proviennent des matières albuminoïdes et peuvent se transformer en Mycoderma puis en Penicillium.

Cependant, Pasteur avait exposé dès 1861 (*Bul. Soc. Philomat.*, p. 47) qu'il lui avait été impossible de voir la levure de bière se transformer en mucédinée quelconque et réciproquement, et en 1876, il démontrait expérimentalement ce fait (ch. IV, p. 86, et ch. VI, p. 321). Cela n'empêche point Trécul de revenir à la charge en 1878, à propos de la communication à l'Académie des sciences du mémoire de M. Gayon sur « *les moisissures et la fermentation alcoolique* ». Il y voit une nouvelle preuve de la possibilité de la transformation du *P. glaucum* en levure.

Rappelons à ce propos les intéressantes recherches de M. Gayon, qui a reconnu aux *Mucor spinosus* et *M. circinelloïde*, la propriété que, déjà en 1857, Bail avait pu attribuer au *M. racemosus*, de pouvoir produire la fermentation alcoolique en même temps que se produisait une modification notable de son appareil végétatif, lequel bourgeonne à la façon de levure. Il ne saurait y avoir aucune confusion possible entre ce thalle bourgeonnant et la levure proprement dite, le Mucor reste toujours Mucor car les cellules à forme de levure ainsi produites, replacées dans les conditions normales, redonnent toujours la forme Mucor dont elles dérivent. On reconnaîtra plus tard cette propriété à plusieurs autres Mucorinées.

Charlton Bastian soutient en Angleterre des idées semblables à celles de Trécul. Il voit apparaître à la surface d'infusions de foin exposées à l'air, une pellicule de bactéries au sein de laquelle se différencient des êtres plus compliqués, par une

sorte de résolution de la masse en un plasma plus ou moins homogène qui se segmente, donnant des « Infusoires flagellés », puis des amibes, d'où peuvent sortir quelquefois des moisissures. M. de Seynes montre que ces soi-disant spores en formation sont seulement des spores en destruction, dévorées par des bactéries. Cela ressemble fort à la théorie de la « pellicule proligère » de Pouchet.

En 1875, Béchamp substitue aux globulins punctiformes de Turpin ses *microzyma*.

La doctrine polymorphiste admet encore à cette époque les phases mycrozimique, toruleuse, mycodermique mucédinéenne. Chacun de ces états pourra régénérer les granulations microzymiques. Celles-ci se rencontrent partout dans les corps organisés, et ont aussi une vitalité indépendante. Béchamp les retrouve dans les calcaires tertiaires et même plus anciens! On voit par là, à quels extrêmes peut pousser l'idée préconçue et le besoin de construire une théorie. Vers cette époque (1875), Béchamp, Legros et Ominus, etc., veulent que les bactéries, « levures » moisissures, que l'on trouve dans l'intérieur des œufs et qui déterminent leur putréfaction, s'y soient produits spontanément, puisque les membranes qui les entourent filtrent l'air et empêchent la pénétration des germes. Mais M. Gayon, préparateur de Pasteur à cette époque, montre que la putréfaction de certains œufs est produite par des organismes provenant du cloaque ou de l'oviducte de la poule.

Nous passons sous silence de nombreux travaux destinés à nier le panspermisme et à prouver la génération spontanée, tels que ceux de Fremy, Bastian, etc.

En 1875, Grawitz reprend l'étude du champignon du Favus, qui avait fourni un si beau thème à Hallier, Hoffmann, etc. D'après lui, *Achorion Schœnlenii* (champignon du Favus), *Trichophyton tonsurans* (produisant l'Herpès) et *Microsporon furfur* (du Pityriasis versicolor) sont des formes d'un seul et même champignon qu'il a cultivé sur gélatine. Tous les

champignons qui habitent la peau de l'homme ne seraient que des formes plus ou moins modifiées par le milieu de l'*Oidium lactis*. D'autre part, pour cet auteur, le champignon du Muguet, *Oidium albicans* est spécifiquement identique au *Saccharomyces mycoderma* de la fleur du vin.

M. O. Brefeld, un des principaux détracteurs du polymorphisme ancien, poursuit de 1872 à 1891, dans un ouvrage monumental, ses recherches sur les champignons. Il met en œuvre une technique irréprochable (voir 1875, et IV, 1877). Cependant on peut reprocher à cet illustre mycologue d'avoir été emporté un peu loin dans le mouvement de réaction, lorsqu'il conteste l'influence du milieu extérieur sur l'apparition de telle ou telle sorte d'organe reproducteur, dont la production serait liée d'après lui à des circonstances internes que nous ne pouvons pas connaître, de telle façon que nous devrions nous en remettre au hasard pour l'obtention d'un appareil reproducteur ou d'un autre. Néanmoins, M. Bréfeld apporte un très grand nombre de faits nouveaux à la théorie du polymorphisme des appareils reproducteurs. Sa méthode consiste le plus souvent à faire des cultures en partant de l'ascospore, qui en germant donne un mycelium, lequel ne tarde généralement pas à produire des conidies. Cette méthode est précieuse pour rattacher des formes conidiennes connues à des champignons supérieurs; cependant, il s'est trouvé que les semis faits de cette façon n'ont donné le plus souvent naissance qu'à des formes conidiennes nouvelles qu'il n'a pas été possible d'identifier à des formes déjà connues. Cela s'est vu notamment pour beaucoup d'Ascomycètes, et aussi pour les Exidia et les Pilacre. On ne peut manquer d'être frappé par ce fait que les formes qu'obtient M. Brefeld sont généralement très simples, ayant un aspect de levure ou de Dematium.

C'est encore à M. Brefeld que l'on est redevable d'avoir fixé définitivement l'état civil du *Penicillium glaucum*, par l'étude complète de sa forme parfaite que Léveillé avait seulement entrevue.

En suivant la méthode que nous venons de décrire, M. Vuillemin (1886), partant de l'*Aleuria astigma*, a obtenu une forme conidienne que M. Matruchot (1892) reconnaît être une Mucédinée du genre *Oedocephalum*.

Vers cette époque (1879-1890), Hansen, directeur du laboratoire de Carlsberg, vient admirablement compléter les travaux de Reess sur la levure de bière. Non seulement celle-ci constitue une espèce, mais elle peut encore se décomposer nettement en races, que le savant reconnaît au fait que leur forme ascosporée ne se produit pas dans les mêmes conditions de temps, de température, etc., et dont il a pu obtenir la fixation après un grand nombre de générations sur le même milieu. Au moyen de ces races, on pourra avoir une bière possédant la saveur de celle de telle ou telle brasserie. Nous sommes loin des anciennes idées, qui voulaient que cette levure ne fût qu'une forme de développement de toutes sortes de champignons.

Cependant il se fait, vers 1883-1885, une renaissance véritable du polymorphisme ancien, que l'on est tout étonné de voir réapparaître sur scène. Malcolm Morris et G. C. Henderson avancent que les spores de *Tricophyton tonsurans*, cultivées sur gélatine peptone 15 à 25 degrés, donnent un filament ramifié portant les fructifications du Penicillium.

M. Marchand écrit sa *Botanique cryptogamique* (1883) dans un sens favorable aux polymorphistes et leur fait une large place.

M. Coccardas, dans de nombreuses notes (1884-1885), tend à démontrer que toutes les moisissures des liquides sucrés et des extraits pharmaceutiques appartiennent à une seule et même espèce, très polymorphe, le *Penicillium-ferment*. Il prétend l'avoir vu passer par les états corpusculaires *(Micrococcus)*, bactéridien *(Bacterium, Bacillus)*, zoogléen (colonies de *Zooglea)*, filamenteux aquatique *(Torula*, chapelets ou chaînettes), filaments fructifères (spores endogènes), le tout constituant la phase *Algue* du Cryptogame baignant dans le sirop. Alors seulement commence la phase *Champignon :*

Les renflements formés par les spores endogènes nageant à la surface du liquide bourgeonnent, puis se ramifient, donnant un mycelium aérien qui fructifie bientôt mais toujours en dehors du liquide. Bien que provenant toutes d'un même mycelium, ces fructifications peuvent présenter tantôt la forme aspergillée, tantôt la forme mucorée ou pénicillée, et, de fait, l'auteur donne des figures dans lesquelles la continuité de ces organismes ne saurait être mise en doute. Chacune des formes de Penicillium se rattache à une altération particulière des sirops. L'état corpusculaire ou bactéridien se rencontre dans les sirops *troubles ;* la forme zoogléene dans ceux qui sont *filants;* les fructifications aquatiques s'ils sont *aigris :* les fructifications aériennes s'ils sont *moisis*. Les *Leptomitus*, *Eurotium*, *Botrytis*, etc., ne sont encore que des phases du développement de l'universel *Penicillium-ferment*. Il n'y a qu'un seul ferment, et s'il y a des fermentations différentes : alcoolique, lactique, butyrique, etc., ou pour mieux dire des produits différents de fermentation, cela tient seulement à la diversité de composition chimique des milieux. Il est naturel, suivant l'auteur, qu'un même réactif, agissant sur des corps différents, donne des produits différents. La théorie de M. Coccardas n'a pas même le mérite de l'originalité, car elle est une réédition de celles d'Hoffmann, Hallier *e tutti quanti*.

A cette même époque (1885), le Dr *J. Ferran*, de Barcelone, publie ses non moins étonnantes *Recherches sur le Microbe du Choléra*.

Nous retrouvons donc, dans cette faible renaissance de la théorie ancienne du polymorphisme, les principales questions qui intriguèrent ses véritables créateurs, savoir : la *levure*, le *Penicillium glaucum*, le *favus* et le *choléra*. M. J. Ferran reprend l'étude du bacille-virgule que, suivant lui, Koch aurait incomplètement décrit : le Spirillum peut produire à son intérieur des spores de la grosseur d'une hématie ; ces spores sont de plusieurs sortes, lisses ou bosselées et hérissées de pointes. Ces dernières spores ressemblent beaucoup à des sphéro-cris-

taux, d'après les dessins de l'auteur; quelquefois les éléments rayonnants de ces spores se séparent à la suite d'une sorte de déhiscence. Mais M. Ferran découvre un autre organe renflé, sphérique, se formant sur le *Spirillum*, mais « son adhésion au thalle est si faible que dans beaucoup de préparations, *on l'aperçoit séparé.* » L'auteur suppose à cet organe un rôle dans la reproduction sexuée, et appelle son singulier thallophyte *Peronospora barcinonis.* Il est permis de penser, que le médecin espagnol prenait aussi peu de précautions qu'Hallier, le médecin d'Iéna, pour éviter le mélange des organismes dans ses cultures et leur superposition dans ses préparations, qui doivent être faites, dit-il, en plaçant simplement « une goutte de culture entre les deux verres, sans dissociation, ni coloration préalables ».

Citons encore, comme un très faible écho du polymorphisme ancien, les résultats obtenus par Elfving (1890) qui, à la suite d'expériences intéressantes concernant l'influence de la radiation sur la nutrition et la croissance chez diverses moisissures, telles que les *Aspergillus niger* et *A. glaucus*, *Penicillium glaucum*, *Mucor racemosus*, étudie le polymorphisme de ces champignons. Il arrive, pour l'*Aspergillus glaucus*, à des résultats très surprenants, que ni M. Klebs, ni nous-même, en répétant les expériences de cet auteur pour des espèces voisines, ne sommes arrivés à obtenir. En faisant germer des spores de ce champignon sous l'influence de radiations moyennes, il en obtient un mycelium qui bientôt se cloisonne en cellules, qui s'arrondissent et bourgeonnent à la façon des levures. Il a isolé et cultivé trois formes à l'état de pureté, qu'il désigne sous les noms de levures A, B et C. La levure A, sur certains milieux, donne un mycelium qui porte bientôt un appareil conidien semblable au *Penicillium glaucum :* il l'appelle *Penicillium Eurotium*, la levure B n'a jamais donné le Penicillium : quant à la levure A, elle se distingue par ce fait que, seule des trois, elle ne liquéfie pas la gélatine. Etudiant encore le *Penicillium glaucum* au point de vue du polymor-

phisme, il lui trouve trois formes, qu'il désigne par les chiffres I, II, III. Ces formes se distinguent par les dimensions des spores, les différences d'influence des températures et l'activité fermentescible. Le Penicillium I, est toujours aérobie : il ne produira pas la fermentation alcoolique; au contraire, les formes II et III peuvent être anaérobie et produire alors cette fermentation : le Penicillium II n'est autre que le *Penicillium Eurotium*, dont nous avons parlé plus haut ; le Penicillium III, provenant d'une levure rose, peut donner, suivant les conditions de végétation : 1° des spores d'Alternaria; 2° de Verticillium; 3° des conidies engendrant des levures; 4° des sclérotes.

Il est à peu près certain que ces résultats extraordinaires doivent être attribués à l'impureté des semis ou à l'intrusion de spores étrangères pendant les expériences.

En 1885, Zopf, dans son ouvrage longtemps classique sur les Bactéries, donne une consécration pour ainsi dire officielle à la théorie du pléomorphisme des Bactéries; cette théorie a pour fondateurs et défenseurs : Hoffmann (1869), Billroth (1874), Nägeli (1877 et 1882), Cienkowsky (1877), Zopf (1882 et 1885), Neelsen, Miller (1882), Metschnikoff (1889), Billet (1890), etc.

Ils ont à lutter contre les partisans de la constance de la forme des Bactéries, dont les principaux sont Cohn (1870 et 1876), Winogradsky (1888), etc.

En 1887, M. Gasperini examine le polymorphisme résultant de l'influence du milieu chez quelques Mucédinées. Il utilise pour ses recherches diverses espèces de Verticillium Nees, Penicillium Lk, Aspergillus Mich et Sterigmatocystis Cram. L'auteur résume ses résultats dans dix paragraphes.

Il oppose le polymorphisme de Tulasne. Hoffmann (?), de Bary, Brefeld, Van Tieghem et Le Monnier à celui de Hallier, Carnoy, Klein et Cocardas, partisans d'un polymorphisme illimité et sans règles.

Il répudie ce dernier système, qui ne doit son existence qu'à l'emploi d'une technique et d'une méthode défectueuses, et

affirme l'autonomie de l'espèce chez les micromycètes. Celle-ci est affectée d'un certain polymorphisme, qui est régulier, mais peut subir dans son cycle des déviations en opportunité avec le milieu de culture, les agents modificateurs étant l'humidité, la chaleur, la lumière, l'électricité, les variations de la composition de l'atmosphère et de celle du substratum. Il établit que la variation est plus ou moins constante suivant que l'action qui la produit est plus ou moins prolongée.

Cette variabilité entraîne la nécessité de cultiver une espèce sur différents milieux pour en faire la détermination : un Aspergillus rencontré dans une localité avec des basides simples, pourra ailleurs affecter la plus élégante ramification du genre Sterigmatocystis.

Il se produira pour certaines espèces des modifications encore plus profondes ; cela aura lieu pour celles qui, dans des conditions défavorables, tendent à assumer des formes inférieures par régression à un type primitif, c'est-à-dire par atavisme. Ainsi l'*Aspergillus niger*, dont une seule baside peut avoir jusqu'à 12 stérigmates, pourra, s'il est en concurrence vitale avec le *Rhizopus stolonifer* Ehr, avoir des fructifications non seulement simples comme celles d'un Penicillium, mais ressemblant encore beaucoup à celles d'un Oidium Kunze.

L'auteur étudie encore les variétés fasciculées d'Hyphomycètes, connues sous le nom de Coremium, dont l'apparition est liée à la richesse des matériaux nutritifs du sol et dont le but est de mieux assurer la perpétuité de l'espèce. Il pense que ces formes appartenant à des genres autres que le Penicillium affectent des genres voisins de celui-ci : Verticillium, Aspergillus, etc. La proportion entre la quantité de mycelium et le nombre et la complexité des sporophores, varie dans de grandes limites, suivant les conditions de la culture ; c'est ainsi que sur un milieu nutritif contenant de légères traces de sublimé corrosif, se produit un abondant feutrage mycélien d'*Aspergillus niger* qui, après dix jours, ne présente seulement que de grêles et rares sporophores.

En résumé, le polymorphisme est très limité, mais permet de faire des hypothèses sur la phylogénie des espèces actuelles. C'est ainsi que la liaison des Oidium, Verticillium, Penicillium et Aspergillus semble incontestable à l'auteur.

Nous sommes tout à fait de l'avis du cryptogamiste de Pise.

Les transformations des espèces ou genres les uns dans les autres, ne sont pas actuelles comme le voulaient certains polymorphistes, mais les retours ataviques que l'on peut provoquer dans certaines conditions de milieu, nous font entrevoir des formes originelles. Des espèces actuellement très diverses pourront, en faisant retour de cette façon à des formes semblables, marquer ainsi leur communauté d'origine.

De plus, l'auteur s'appesantit déjà sur le rôle important des conditions de milieu sur la variabilité, rôle qui sera la grande préoccupation des mycologues biologistes de l'époque actuelle. Rappelons que cette considération n'inquiétait guère les polymorphistes de l'école de Hallier, qui observaient toutes leurs transformations sur un même milieu.

Dans un domaine tout voisin du nôtre, MM. Guignard et Charrin (1887) obtiennent de la Bactérie du pus bleu de nombreuses formes très différentes, par l'addition au bouillon nutritif de divers antiseptiques, mais selon ces auteurs ces modifications n'ont point une grande importance, car si l'on replace en bouillon pur les formes obtenues, elles reprennent leur faciès banal. Nous ferons observer que la fixation d'une variation n'est point aussi simple qu'on le croit ; elle exige un ensemble de conditions difficiles à préciser, et tel, souvent, que l'une de ces conditions venant à manquer, la forme obtenue ne se maintient pas dans des circonstances différentes de celles sous l'influence desquelles elle s'est produite. Nous avons nous-même constaté le fait pour la fixation de la forme stérile du *Botrytis cinerea*, produisant la maladie des végétaux appelée « Toile ». D'ailleurs, on a affirmé ultérieurement des résultats différents de ceux obtenus par MM. Guignard et Charrin. Wasserzug est le premier qui ait essayé de fixer les variations

obtenues chez les microbes par l'influence du milieu en accumulant sur eux, par des cultures successives, l'hérédité de plusieurs générations. Il utilisait surtout les actions antiseptiques. Il a obtenu de cette façon des variations héréditaires du *Micrococcus prodigiosus*. MM Chauveau et Phisalix (1895) obtiennent, dans des conditions expérimentales nettement définies, une variété du bacille charbonneux, le *Bacillus anthracis claviformis*. Cette variété est caractérisée par un affaiblissement des propriétés physiologiques (virulence) qui coïncide avec une modification particulière de la forme; de plus, il leur a été impossible de revenir à la forme et à la virulence primitives. « On se sent autorisé à voir dans la nouvelle race autre chose que la manifestation d'un polymorphisme banal : on est amené à penser qu'on est peut-être sur le chemin d'une véritable transformation spécifique fixe. »

Toujours est-il que la question du polymorphisme chez les Bactéries est fort discutée et paraît aujourd'hui moins proche de recevoir une solution que celle du polymorphisme des champignons. Sans admettre un polymorphisme aussi étendu que celui de Zopf ou de M. Billet (1891), il semble que l'on doive considérer comme certaine, chez ces organismes soumis très directement aux influences du milieu, une variabilité très facile.

Mais revenons à l'étude du polymorphisme des champignons qui se poursuit activement. Les mycologues trouvent dans le livre de M. Costantin sur les Mucédinées simples (1888), un guide utile sur la question de la multiplicité des appareils reproducteurs observés dans ces êtres, et de bonnes indications sur des relations qu'on avait pu, à cette époque, constater ou supposer entre eux et les champignons supérieurs.

Wasserzug (1888) étudie un Mucédinée du genre Fusoma (Corda), qui a fourni un grand nombre d'appareils reproducteurs. On y trouve toute une série de conidies naissant à l'extrémité de filaments ramifiés, les unes ovales et mono-cellulaires, les autres fusiformes et septées; on observe encore

tous les intermédiaires entre ces deux types et aussi des chlamydospores, les unes aériennes échinulées mono- ou bicellulaires, les autres submergées lisses, toujours monocellulaires. Le mycelium peut se dissocier en cellules ferments dans un milieu contenant du sucre interverti.

M. Laurent (1888) obtient avec le *Cladosporium herbarum* sept formes dont un Penicillium.

Vers 1888 paraissent plusieurs travaux ayant pour but de fixer les affinités du genre Cladosporium. Pour éclairer le sujet nous allons retracer d'abord et brièvement les avatars du *Cladosporium herbarum*, on comprendra mieux ensuite combien il est difficile d'arriver à déterminer les affinités d'une Mucédinée et particulièrement sa forme parfaite, et quelles divergences dans les résultats peuvent s'élever entre les botanistes se livrant à ce genre de recherches, et cela malgré les ressources d'une bonne méthode et de la technique moderne.

En 1863, Tulasne (*S. C. F.*, II, p. 261, pl. XXXII-XXXIII) rapporte le *Cladosporium herbarum* Link au *Pleospora herbarum* (Sphériacées).

En 1874, Gibelli et Griffini admettent l'existence de deux espèces de Pleospora dont les formes conidiennes n'appartiendraient pas à un Cladosporium, puisque l'une serait un Alternaria, l'autre un Sarcinella.

Pour M. Banke, il n'y a bien qu'un seul Pleospora, mais les spores d'un *même* périthèce peuvent donner tantôt Sarcinella, tantôt Alternaria (formes conidiennes) et des périthèces; mais le mycelium ne produit jamais que la forme dont il est issu. Kohl (1883) obtient des spores de Pleospora, le *Macrosporium sarcinula*, mais en partant de l'*Alternaria tenuis*, il ne peut obtenir jamais que des pycnides. En 1885, Cuboni regarde certains Saccharomyces comme faisant partie du cycle du développement du *Cladosporium herbarum*. En 1888 (p. 144), M. Costantin constate que, malgré tous ces travaux, les affinités du *C. herbarum* sont encore inconnues. M. E. Laurent (1888) observe qu'en milieux liquides le Cladosporium

donne des quantités de spores qui se multiplient à la façon des levures. Il les rapporte au *Dematium pullulans* (à rapprocher de l'observation de Cuboni). En 1889, Kingko Miyabe suit le développement du *Macrosporium parasiticum;* ce végétal se confond, selon lui, avec le *Macrosporium sarcinulæ;* il lui donne le nom de *Pleospora herbarum*. Il conclut que l'*Alternaria* n'est point une forme conidienne des Pleospora. Mais M. Costantin (1889) prouve, au contraire, que les Macrosporium sont tout proches des Alternaria et que Alternaria peut donner Cladosporium. Comme la plupart des auteurs ci-dessus admettent la parenté Alternaria et Pleospora, on peut établir le cycle *Cladosporium (herbarum)*, *Alternaria (tenuis)*, *Pleospora (herbarum)*. De plus, la forme Cladosporium peut se transformer en la forme Hormodendron. Puis de nouveaux doutes se font jour. Janczewsky considère le *Cladosporium herbarum* du blé comme étant l'état conidien de *Leptosphæria Tritici;* il pourrait donner encore *Septoria Tritici* et un Phoma, mais plus tard (1895) Janczewsky constate que les relations de ces formes n'étaient point réelles, et établit par des cultures pures que, au moins pour le *Cladosporium herbarum* des céréales, la forme ascospore est un *Sphærella (S. Tulasnei)*. C'est cette conclusion que M. Prillieux (1897) considère comme définitive.

En 1892, M. Brefeld établit que le *Dematium pullulans*, regardé comme forme bourgeonnante du *Cladosporium herbarum*, est en relation génétique avec *Sphærulina intermixta* et *Dothidea ribesia* et d'autres ascomycètes, dont il représente une phase de développement.

D'où M. Berlèse (1893) conclut que le *C. herbarum*, par suite de sa parenté avec le Dematium, n'est point une entité spécifique, mais une forme de développement commune à plusieurs ascomycètes. C'est peut-être là qu'est la vérité et l'explication de toutes les contradictions que nous venons de relater. Ajoutons, à propos des Dematium, que M. Jörgensen serait parvenu, en modifiant graduellement certains d'entre

eux par l'influence du milieu et de températures appropriées, à en obtenir une des levures alcooliques du vin.

M. G. Delacroix signale (1891, p. 109) le beau polymorphisme de son *Penicillium Duclauxi*, qui donne facilement une végétation luxuriante de Coremium dont les clavules peuvent atteindre 2 centimètres de hauteur.

M. Berlèse (1893, p. 105) émet cette idée originale, que certaines formes conidiennes hibernantes pourraient bien être les « formes dernières », celles qui se sont substituées à l'état ascosporé, et avoir pour la conservation de l'espèce l'importance que l'on est généralement convenu d'attribuer aux périthèces. Il se fonde pour cela sur ce que les conidies ont une grande faculté de résistance aux agents extérieurs (température au-dessous de 0, par exemple), de plus, elles ont un développement rapide. Le *Botrytis cinerea*, dit-il, se reproduit tout l'hiver par 6 degrés centigrades, tandis que la forme ascospore ne peut se produire à cette température et se réalise seulement au printemps. Beaucoup d'autres espèces à sclérotes sont dans le même cas.

L'année 1892 voit paraître l'important travail de M. Matruchot *sur le Développement de quelques Mucédinées*. L'auteur, après avoir parlé de la nécessité qui s'impose à l'heure actuelle, aux études mycologiques, de la revision des innombrables espèces décrites depuis un siècle par les auteurs, s'attaque à ce travail pour quelques Mucédinées qu'il décrit complètement après en avoir tiré toutes les formes possibles par des cultures en milieux variés. Les espèces étudiées sont *Constantinella cristata* (Gen. nov.), *Helicosporium lumbricoides*, qui donne, outre la forme connue à spores héliçoïdales, des formes Hélicomyces à mycelium non cutinisé, Coniothecium, à sclérotes pédicellés, mais dont la transformation la plus curieuse est un passage brusque à la forme Stemphylium très différente, qui se maintient même en milieu différent de celui où elle s'est produite.

L'*Œdocephalum* a donné lieu à trois formes coexistant sur

certains milieux : la forme normale à capitule unique, une autre à capitules superposés, et la troisième à capitules ramifiés. Chacune de ces deux dernières rappelle une forme de Gonatobotrys. L'auteur produit encore des variations importantes du *Cephalothecium roseum*, de l'*Arthrobotrys superba*, du *Botryosporium hamatum* et du *Fusarium polymorphum* (sp. nov.); ce dernier présentant des formes d'organes reproducteurs parallèles à celles décrites par Wasserzug chez le Fusoma. M. Matruchot n'a pas rencontré les formes supérieures de ces Mucédinées, mais il se sert d'une méthode indirecte pour établir leurs relations avec les formes parfaites. « Elle consiste à rechercher la parenté des Mucédinées entre elles. Si, dans la série des formes dérivées issues d'un même type, l'une d'elles se trouve avoir été déjà décrite et rattachée avec certitude à un groupe d'Ascomycètes, par exemple, il est permis de supposer que la forme primitive se rattache, elle aussi, à ce même groupe d'Ascomycètes. » C'est ainsi que, ayant trouvé que plusieurs espèces de Gonatobotrys ne sont que des formes d'Œdocephalum, l'auteur les rattache aux Pezizées, puisqu'il a été démontré que certains Œdocephalum sont des formes conidiennes de Pezizes. On rattachera de même les Helicosporium aux Pleospora, par l'intermédiaire des Stemphylium et des Macrosporium.

Il ne rentrait point dans le cadre du travail de M. Matruchot de faire, à côté de l'étude morphologique des variétés produites, l'étude physiologique approfondie de l'influence du milieu dans la production de ces variations. Quels sont les facteurs qui amènent l'apparition de telle ou telle forme reproductrice? Tel est le difficile problème auquel se sont attaqués M. Klebs et ses élèves, Bachmann, Schostakowitsch, qui démontrent d'une façon magistrale que tous les processus vitaux de la reproduction sont sous la dépendance nécessaire de conditions extérieures nettement définies, de telle sorte que, ayant déterminé une fois pour toutes les circonstances

qui provoquent l'apparition de tel mode de reproduction, on puisse ensuite l'obtenir à volonté.

C'est pour une algue, le *Vaucheria sessilis*, que M. Klebs met ces faits nettement en évidence en 1892. Il entreprend ensuite toute une série d'études à un même point de vue, sur les conditions de la reproduction de différentes espèces d'algues (1896) et aussi de deux champignons, l'*Eurotium repens* de Bary et le *Mucor racemosus* (Fresenius).

Pour l'Eurotium, par exemple, l'auteur étudie successivement les conditions de formation des conidies, puis des périthèces, et les rapports qui existent entre elles. Pour déterminer ces conditions, l'auteur, au lieu de passer un peu au hasard d'un milieu à un autre, comme on le fait le plus souvent dans les études sur le polymorphisme des champignons, détermine d'une façon très précise les conditions ambiantes et les fait varier d'une façon systématique, étudiant l'influence de la nutrition, de l'humidité, de la lumière, de la température, de la composition chimique du milieu (composés organiques, inorganiques), de la valeur osmotique des composants, de leur réaction acide ou alcaline, et de l'influence de l'oxygène (expériences dans l'air raréfié, etc.).

Il met nettement en évidence le rôle de chacun de ces agents dans la production de telle ou telle forme.

M. J. Bachmann, élève de Klebs, avait fait paraître (1895) après le travail du maître sur le Vaucheria et un peu avant son étude sur l'*Eurotium herbariorum*, son mémoire *sur l'Influence des conditions extérieures sur la formation des spores du Thamnidium elegans Link*. Il parvient, par l'application de la méthode que nous venons d'analyser, à dissocier six formations dans l'évolution du *Th. elegans*.

Schostakowitsch (1896) signale et étudie de la même façon des variations du *Mucor proliferus*, affectant le pied, les sporanges, la columelle et les spores.

Le même auteur avait fait porter l'année précédente ses études sur les formes Cladosporium, Hormodendron et

Dematium qui, selon lui, sont bien trois espèces distinctes et non trois formes d'une même espèce. Il détermine aussi exactement que possible les conditions de milieu accompagnant la formation des conidies du *Fumago vagans*, champignon très polymorphe.

Nous devons passer sous silence un certain nombre de travaux intéressants de Wortmann (1894), Aderhold (1894), Matruchot (1895), Boulanger (1895), Juhler (1895), Raciborsky (1896), etc., pour limiter cet historique, déjà long, et arriver au travail de M. Leudner (1896), qui étend nos connaissances sur l'influence du milieu, par l'étude des « Influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons ». Après avoir fait un historique de la question, l'auteur expose le résultat de ses recherches sur l'influence des diverses radiations lumineuses et de l'obscurité. Les expériences portent sur de nombreuses espèces appartenant aux Mucorinées, Penicillium, Sterigmatocystis, Amblyosporium, Botrytis. Il arrive à ces conclusions : que l'influence de la lumière n'est point constante, qu'elle varie avec les espèces et a souvent une importance secondaire. Son action n'intervient d'ailleurs que si le milieu est défavorable. Son influence est, de plus, liée à la composition du substratum : par exemple : si un champignon à mycelium, normalement court, se développe sur milieu solide, condition qui lui est favorable, il pourra se passer de la lumière ; sur milieu liquide, défavorable au contraire, il faudra que la lumière fournisse au champignon l'énergie nécessaire à son développement complet, sans quoi il ne pourrait achever son évolution, du moins normalement. Par contre, certaines espèces (Botrytis, Sterigmatocystis) qui se trouvent bien en milieu liquide et y développent un mycelium, pourront se passer de la lumière si on les cultive dans cette situation. Puisque le développement du mycelium a une influence sur celui des appareils reproducteurs, l'auteur admet que toutes ces manifestations de sensibilité vis-à-vis de la lumière se ramènent à de simples phénomènes de nutrition.

D'autres auteurs ont eu spécialement en vue l'influence de la composition chimique du substratum sur les champignons ; ce sont surtout : Raulin (1869), Naegeli (1879), Molisch (1894), Benecke (1894), Miyoshi Manabu (1894), Diakonow (1894), Pfeffer (1895), Benecke (1896) et Lœw (1898).

En 1897 paraît l'important mémoire de M. Ray sur les *Variations des champignons inférieurs sous l'influence du milieu*. Sans pousser peut-être aussi loin que Klebs l'étude de cette influence et avec un but d'ailleurs différent, l'auteur, en faisant varier la composition chimique du substratum et en mettant en jeu certaines circonstances physiques particulières, comme une agitation constante des liquides de culture, arrive à reconnaître qu'à chaque milieu correspond une forme différente, et que ces différences sont du même ordre que celles dont on fait habituellement les espèces. Etant donnée la variabilité si déconcertante de ces êtres, comment pourra-t-on en établir la classification naturelle? Dans quelle mesure faut-il tenir compte d'une ressemblance ou d'une différence? Pour répondre à ces questions, M. Ray procède expérimentalement à une subordination des caractères, qui permettra d'établir certaines parentés de moisissures entre elles : lorsqu'un de ces petits végétaux est placé dans un milieu déterminé, il y acquiert un ensemble de caractères qui est la mesure de sa variabilité relativement à ce milieu, mais la forme définitive n'est réalisée qu'après une période plus ou moins longue d'adaptation : c'est l'ordre d'apparition de ces variations qui nous renseignera sur l'évolution de ces plantes, en nous montrant quels sont les caractères nouveaux qui sont venus s'ajouter à des caractères préexistants, montrant ainsi quelle est la forme la plus ancienne et quelles autres formes en sont dérivées par complication. M. Ray étudie à ce point de vue les trois genres très voisins Aspergillus, Sterigmatocystis, et Penicillium. Il formule l'hypothèse que les premières moisissures apparues dans le temps ont dû avoir un appareil spori-

fère simplement constitué par un filament dressé portant des chapelets de spores.

Les caractères acquis sur un milieu déterminé, se maintiennent indéfiniment sur le même milieu. La vitesse de l'adaptation est fonction de deux variables : le nombre de cultures nécessaire et la durée du développement de chaque culture. Si l'on replace une moisissure modifiée sur le milieu origine, elle fera retour non pas immédiatement mais après un temps plus ou moins long, souvent à peu près égal à celui qui a nécessité sa transformation. Ce fait d'un commencement de fixation a beaucoup d'intérêt au point de vue de la biologie générale.

Les travaux de M. Ray proclament une fois de plus la nécessité qui s'impose aux mycologues d'entreprendre la revision d'innombrables espèces de champignons, en s'attaquant à l'étude biologique de chacune d'elles et non pas seulement à leur examen morphologique superficiel, en les soumettant à des recherches expérimentales permettant d'en connaître toutes les formes. « Si une moisissure se développe à l'air libre, auquel cas ses spores se disséminent sur les milieux les plus divers où elles sont susceptibles de germer, elle peut ne se retrouver jamais avec les caractères qu'elle possédait à un moment donné. Donc une moisissure rencontrée dans la nature pourra souvent n'être pas identique à une espèce décrite dans un livre de détermination. »

Après ce travail, plusieurs auteurs publient des faits de polymorphisme, qui sont d'un intérêt trop spécial pour que nous en parlions ici[1].

M. Klebs, qui poursuit ses recherches sur les conditions de production des divers appareils reproducteurs des champignons, publie en 1898 un travail sur le *Sporodinia grandis*. Cette espèce lui permet d'étudier les circonstances de la pro-

[1] Nous renvoyons le lecteur à l'index bibliographique pour l'indication de ces travaux.

duction des Zygotes, qu'il n'avait pu obtenir, en 1896, avec le *Mucor racemosus*. Nous aurons occasion de parler de cet ouvrage dans notre travail sur le *Mycocladus verticillatus*.

Citons encore les recherches de M. Guegen sur le *Penicillium glaucum*, recherches sur lesquelles nous reviendrons à propos de nos propres observations sur ce champignon, et les expériences de M. Hunger : *sur l'Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire*. Il s'agit de l'adaptation du *Sterigmatocystis nigra* à des solutions de concentration croissante. L'auteur constate cette adaptation qu'Eschenhagen avait déjà remarquée et établit, de plus, qu'il y a commencement de fixation de la faculté de résistance à la concentration ainsi acquise. Ces faits sont à rapprocher de ceux qu'avait signalés M. Ray.

Enfin, MM. Matruchot et Dassonville semblent fixer le cycle des formes du champignon de l'herpès (Trichophyton), dont il a été si souvent question dans l'historique du polymorphisme. Ces auteurs obtiennent, en cultivant ce champignon, des formes sporifères qui ont une grande ressemblance avec les formes conidiennes des Gymnoascus et Ctenomyces (dont l'aspect est plus ou moins dematioïde).

Ils en concluent que les Trichophyton sont des formes imparfaites de Gymnoascus et peut-être de Ctenomyces, peut-être d'un genre voisin encore inconnu, suivant une méthode d'assimilation qui est chère à M. Matruchot.

Nous avons cru devoir écrire cet historique et lui donner quelque extension, parce qu'il établit bien la complexité et la difficulté de la question du polymorphisme des champignons ; parce qu'il n'a jamais été fait complètement, que les éléments en sont généralement peu connus en France, certaines écoles ayant jeté tout leur éclat (?) à l'étranger ; de plus, il fait ressortir le rôle utile de la technique et de la méthode allant de pair dans les recherches scientifiques, en opposition aux résultats fâcheux fournis par des jeux de l'imagination mal secondée par ces moyens d'investigation, appliqués imparfaitement ou d'une façon fautive.

Enfin, de cet aperçu il ressort que l'on peut formuler les conclusions ci-dessous, dont quelques-unes se présentent encore avec une forme interrogative :

1° L'espèce, chez les champignons, peut se présenter sous des formes nombreuses, en rapport chacune généralement avec un mode de reproduction particulier (on pourrait appeler cela le polymorphisme normal) ;

2° L'apparition de telle ou telle forme est sous la dépendance des conditions extérieures ;

3° Ces formes caractéristiques peuvent elles-mêmes varier dans d'assez larges limites sous l'influence de modifications de milieu. Cette variabilité entraîne une sorte de polymorphisme mal fixé, ou anormal pourrait-on dire [1] ;

4° Ces variations produisent des modifications de caractères qui sont de la nature de celles dont on fait habituellement des espèces ;

5° A cause de cela, on a dû souvent décrire comme espèces distinctes des formes d'une même espèce ;

6° La tâche du mycologue à l'heure actuelle doit être d'entreprendre la revision systématique des formes inférieures des champignons en procédant expérimentalement à leur étude biologique, en les cultivant sur des milieux et dans des conditions systématiquement variés, concentrant, pour ainsi dire,

[1] Delage (1897, *in* Avertissement) range les faits de polymorphisme dans trois catégories : l'une constitue le *polymorphisme ergatogénique*, qui dépend de la division du travail, l'autre le *polymorphisme métagénique*, qui marche de pair avec l'alternance de génération ou métagénèse, et enfin le *polymorphisme œcogénique* qui résulte de l'action du milieu.

Ces deux dernières catégories de polymorphisme correspondent à celles que nous caractérisons dans les paragraphes 1° et 3°, mais nous ne voyons pas que ce soit chez les champignons « des choses bien différentes ». Il est frappant, ici, que l'un et l'autre polymorphisme, sont sous l'étroite dépendance des conditions de milieu, le premier provenant d'une variation plus fixée, plus ancienne que le second. On peut souvent obtenir des faits de passage de l'un à l'autre ou voir les deux polymorphismes se confondre. Nous aurons l'occasion d'en donner des exemples.

dans des expériences de laboratoire, toutes les conditions que l'espèce considérée peut rencontrer dans la nature ;

7° Une des questions dominantes de la mycologie est toujours le rattachement des formes d'Hyphomycètes (surtout les Mucédinées) aux champignons supérieurs ;

8° La question de l'autonomie de ce groupe est toujours pendante, beaucoup des espèces de cette ancienne classe n'ayant jamais pu produire de formes supérieures, quelque effort que l'on ait tenté pour cela ; ce qui permet d'admettre qu'elles ont *actuellement* perdu la faculté de les reproduire, auquel cas elles méritent de constituer un groupement autonome dans une classification qui doit être l'expression d'un état de chose *actuel* ;

9° Une des questions qui tentent aujourd'hui le plus volontiers le mycologue est celle de la stabilité des formes produites par la variation. Est-il possible d'obtenir des formes indéfiniment fixées ou possédant un commencement de fixation ? On conçoit quelle est l'importance de ce sujet au point de vue de la biologie générale ;

10° Nous venons de voir que le polymorphisme n'est point sans règles, puisqu'il se tient sous la dépendance des conditions extérieures; de plus, il n'est pas sans limites comme l'admettait certaine école. Les variations s'effectuent dans un cercle assez restreint, il ne saurait y avoir actuellement transmutation des espèces les unes dans les autres comme on l'a prétendu. Quand ce fait semblait se produire, c'est qu'on s'était mépris sur les véritables bornes de l'espèce ou du genre, groupes que l'on avait enfermés dans des limites trop resserrées ;

11° Dans quelle mesure et de quelle façon l'étude des variations des champignons peut-elle nous renseigner sur leur phylogénie et sur leur parenté?

12° En fait d'applications pratiques, quel peut être l'intérêt de ces études biologiques des champignons pour l'étude des maladies provenant de leur fait, et en particulier de leur prophylaxie ?

Tels sont les faits qui se dessinent à l'heure actuelle (tout en restant encore a l'étude) et les questions qui se posent.

Dans ce travail nous avons pris quelques espèces appartenant aux groupes les plus divers, sans les choisir particulièrement ; nous les avons soumises à une étude biologique expérimentale, dans le but d'étayer de quelques faits nouveaux les conclusions ci-dessus, et de répondre dans une certaine mesure aux questions dont nous venons de faire mention.

---

# PREMIÈRE PARTIE

## TECHNIQUE ET MÉTHODE

Nous avons constamment utilisé pour nos recherches la méthode des cultures pures en milieux stérilisés. Ces cultures étaient pratiquées en grand, avec des tubes à essais ou des tubes de Roux, dans des boîtes de Petri ou dans des boîtes plates et hautes (surtout pour les Mucorinées à végétation indéfinie), cela pour les milieux solides : pour les milieux liquides, les récipients utilisés étaient des matras d'Erlenmeyer, des ballons de grandes dimensions, etc. Nous avons utilisé parfois, pour suivre des germinations ou des développements, les cultures en cellule de Van Tieghem. Les bagues de ces cellules étaient soudées sur porte-objet à l'aide d'un vernis émail, puis le système ainsi constitué était mis à sécher à l'étuve pendant plusieurs jours, de façon à ce qu'il ne restât pas de trace de l'essence de térébenthine servant de véhicule au vernis. Les différentes parties de l'appareil étaient flambées avant l'ensemencement, et la lame maintenue sur la bague à l'aide de paraffine, d'huile d'olive, etc.

Nous employions, pour isoler les espèces, la méthode ordinaire des stries successives, ou bien nous faisions une division dans l'eau distillée d'une petite quantité des spores mélangées, que nous précipitions sur des tranches de pomme de terre, en boîte de Petri, par exemple ; on obtient facilement ainsi des colonies isolées.

Pour étudier les variations d'une espèce causées par le changement de milieu et le polymorphisme qui en résultait, nous partions toujours d'une seule et même culture.

Comme liquide d'observation, l'acide lactique nous a donné de bons résultats.

Quelquefois, les masses sporifères se dissocient instantanément quand on les place dans le liquide d'observation, par suite de la dissolution de la substance agglutinante qui provient de la gélification de la membrane des spores (Clonostachys). Dans ce cas, il faut faire subir au champignon un séjour dans l'alcool absolu et l'observer dans la glycérine ou gélatine glycérine.

Voici maintenant de quelle façon nous avons fait varier le milieu, soit au point de vue chimique, soit au point de vue physique.

Il y a lieu d'étudier l'influence de la composition chimique du substratum, la qualité et la quantité de ses composants. Si la quantité dépasse une certaine limite, il se produit une action particulière due à la pression osmotique, qui vient masquer l'action simplement nutritive de la substance considérée.

Le milieu nutritif dont nous avons fait usage était tantôt :

A. Complet. C'était alors la liqueur de Raulin. En admettant que les espèces différentes n'aient pas de trop grandes exigences ou préférences vis-à-vis de telle ou telle substance.

B. A azote dominant. Le milieu pouvait être alors de nature :

I. Minérale. Ex. : solutions d'azotate ou de tartrate d'ammoniaque, liqueur de Raulin où l'on augmentera la proportion des azotates au détriment des hydrates de carbone.

II. Organique : bouillon de viande, solution de peptone, décoction de crottin de cheval, urine, albumine de l'œuf, lait, alcalis organiques, etc.

C. Dépourvu d'azote. C'était une liqueur composée de : eau distillée, 1000 ; sucre, 40 ; sulfate de magnésie, 0,5 ; sulfates de fer, de manganèse et de zinc, 0,05 de chaque : acide tartrique, 2 ; phosphate de potasse, 1.

Ce liquide n'est qu'une modification de celui de Raulin.

D. Substances hydrocarbonées prédominantes et, dans ce cas, ces matières étaient : 1° accompagnées d'azote : fruits acides ou sucrés, tranche de pomme de terre (sucre et amidon, celui-ci domine) ou de carotte (amidon et sucre, celui-ci domine), tranches d'oignon ; 2° sans azote : amidon, tanin, glycérine, huiles, solutions sucrées (saccharose, glucose et lévulose), dextrine, acides organiques.

E. Le milieu nutritif était additionné d'antiseptiques.

Beaucoup de champignons inférieurs peuvent supporter des doses élevées de substances toxiques, s'ils se trouvent pourvus d'autre part d'une riche alimentation. Nous démontrerons ce fait dans notre travail sur le *Penicillium glaucum*. Ils subissent alors fréquemment de ce chef des modifications intéressantes.

On peut ensuite faire varier la *constitution physique* des milieux dont nous venons de donner la composition chimique. S'ils sont liquides, on en modifiera la *concentration*, soit en augmentant les doses des substances soumises à l'expérience, soit, sans modifier en rien la quantité de ces substances, en l'additionnant de doses croissantes de chlorure de sodium. La valeur nutritive de celui-ci étant à peu près nulle, il agit simplement pour augmenter la concentration. Nous nous sommes assuré expérimentalement de ce fait pour les espèces par nous étudiées.

On pourra encore constituer avec les substances ci-dessus énumérées, des sols : 1° *solides*, par addition de gélose ou de gélatine, par coagulation des substances albuminoïdes, par utilisation directe de corps organisés (fruits, écorces, feuilles, etc.) ; 2° *poreux*, en les répandant sur du plâtre, de la pierre ponce, des éponges, de l'ouate, etc. ; 3° *pâteux*, amidon, gélatine maintenue à 28 degrés, etc.

Sur ces milieux de composition chimique et de consistance variées, on modifiera : 1° les conditions *de chaleur*, en étudiant surtout l'action de hautes températures de 30 à 40 degrés ;

2° d'éclairage (influence de la lumière continue ou discontinue, de l'obscurité, des diverses radiations lumineuses) ; 3° d'humidité.

Pour constituer à volonté un état hygrométrique déterminé, nous nous appuierons sur les données suivantes de la tonométrie.

*a)* Un corps fixe, en dissolution dans un liquide, abaisse la tension de vapeur de ce liquide.

*b)* Dans la grande majorité des cas (et particulièrement pour NaCl), ces diminutions de tension des vapeurs d'une dissolution restent les mêmes à *toute température*. Cette dernière connaissance permet de rendre comparables des expériences de durées très longues, sans préoccupation des variations de température. On peut, en outre, calculer rapidement l'état hygrométrique, au moyen de la formule $1-na$ tirée d'une formule de Wülner, $n$ représente le nombre de grammes de sel dissous dans 100 grammes d'eau ; $a$, un facteur constant égal à 0,00601 pour NaCl.

Pour faire ces expériences, nous nous servons de grands ballons ; afin d'éliminer autant que possible l'action d'une atmosphère confinée, nous y versons jusqu'à une faible hauteur la solution convenable de NaCl, puis nous suspendons au-dessus le substratum nutritif (soit, par exemple un parallélipipède de pomme de terre) à l'aide de fils que maintiendra le tampon de coton obturateur ; celui-ci devra être très dense. Après stérilisation de cet appareil et un intervalle de temps suffisant, on fait l'ensemencement en soulevant légèrement le tampon d'ouate et en touchant le fragment de pomme de terre avec l'aiguille de platine chargée de spores. Cette opération terminée, on repousse un peu l'ouate dans le goulot et l'on verse au-dessus une couche épaisse de cire Golaz, de façon à empêcher toute communication entre l'atmosphère du flacon et l'atmosphère extérieure. Si l'on veut voir comment se comporte un champignon poussant sur un substratum solide et humide, alors que l'atmosphère est sèche, on pourra modifier

légèrement l'expérience précédente : si ce substratum est du pain par exemple, et après qu'il aura été suffisamment humecté, on pourra l'enrober avec du collodion, tandis que l'atmosphère se desséchera au moyen du chlorure de calcium, les spores pourront germer et leur mycelium pénétrer dans le substratum, qui y trouvera de l'eau en quantité abondante, tandis que son appareil sporifère aérien se trouvera dans un milieu beaucoup plus sec.

4° Atmosphère confinée. On l'obtient en lutant avec de la paraffine, ou avec différentes cires, les couvercles des boîtes, ou en versant ces substances sur les tampons d'ouate qui bouchent les divers récipients.

5° Cultures à l'abri de l'air. Elles peuvent s'effectuer en recouvrant le substratum, après qu'il a été ensemencé, d'une couche suffisamment épaisse d'une substance liquide, dont on aura préalablement vérifié l'inaction vis-à-vis du corps étudié. Nous nous sommes servi dans ce but de l'huile d'olive, pour étudier le développement d'*Aspergillus variabilis* et de *Mucor spinosus* à l'abri de l'air.

### De l'importance de la pression osmotique.

Nous verrons par la suite combien grande est l'influence de la concentration des solutions sur la germination et le développement des champignons. Cette influence a déjà été bien mise en évidence par les expériences d'Eschenhagen, Klebs, Hunger, etc.

L'action d'une solution nutritive est fonction :

1° De la valeur nutritive de ses composants, autrement dit de leur qualité ;

2° De leur quantité, qui est favorable jusqu'à une certaine limite ;

3° De leur pression osmotique. L'action en est faible jusqu'à une certaine limite, au delà de laquelle elle produit un effet

nuisible qui vient annihiler l'effet utile du facteur précédent.

Il convient de rappeler succinctement à ce sujet les lois physiques de l'osmose, et de rechercher dans quelle mesure elles peuvent s'appliquer à l'étude des phénomènes biologiques.

Le suc cellulaire est une dissolution complexe ; il est séparé du milieu : 1° par des membranes de cellulose perméables à l'eau et aux corps dissous, 2° par une couche protoplasmique externe « suffisamment imperméable aux substances dissoutes » (de Vries) pour qu'on puisse la considérer comme hémiperméable, c'est-à-dire ne laissant passer que l'eau et point les corps en dissolution.

Les lois physiques des échanges osmotiques des dissolutions à travers des membranes hémiperméables sont donc applicables au système d'une cellule plongée dans une dissolution. En vertu de ces lois, si une cellule est plongée dans l'eau pure, le liquide pénètre dans son intérieur, comme pour étendre la dissolution qui constitue le suc cellulaire. Si l'on dissout un corps dans l'eau, soit NaCl, tant que la solution sera faiblement concentrée, le suc protoplasmique retiendra de son eau, il y a turgescence de la cellule, la solution saline est hypotonique par rapport à celle que constitue le suc cellulaire. Si l'on augmente la concentration de la solution saline, il arrivera un instant où sa pression osmotique égalera celle du suc cellulaire, il y aura alors équilibre ou isotonie (de Vries). Si la concentration de NaCl croît toujours, devenant hypertonique par rapport au suc de la cellule, ce sera cette fois la dissolution du sel qui attirera l'eau de la cellule, le protoplasma se rétractera, quittera l'enveloppe cellulosique, sera *plasmolysé*, puis tué. En notant d'une façon précise pour quelles concentrations des divers corps débute la plasmolyse, de Vries a pu noter pour quelles concentrations ces corps produisent le même effet osmotique, autrement dit sont isotoniques. Les nombres ainsi obtenus lui ont montré que l'isotonie est proportionnelle au poids moléculaire des substances dissoutes, d'où l'on conclut que la pression osmotique est proportionnelle aux poids moléculaires (Van t'Hoff et Pfeffer).

On peut donc dire que la force osmotique d'un corps en dissolution dépend de la grosseur de sa molécule Mais cette loi n'est pas toujours vérifiée par l'expérience. Celle-ci a amené de Vries à constater que, pour certains corps, le poids moléculaire doit être multiplié par un coefficient qui est le même pour des groupes de corps bien déterminés. ces coefficients isotoniques sont en rapport simple. On explique ces différences en disant que, dans une dissolution, les corps ne se dissocient pas toujours exactement en molécules chimiques, mais que celles-ci peuvent subir des sorts divers, ou se condensant (Pfeffer, Raoult, Ramsay), ou se séparant en leurs électrolytes ions : anions et cathions (S. Arrhenius, *Journ. de Physiq.*, 1888, p. 178).

Il est évident que la question de la pression osmotique a une importance capitale au point de vue de l'étude de l'action du milieu sur les êtres vivants inférieurs, qui étant paucicellulaires, sont très directement soumis à l'influence de la concentration lorsqu'ils se trouvent au contact de dissolutions. Malheureusement, ces théories qui ont conduit à de si beaux résultats en physique proprement dite, sont loin de s'appliquer toujours avec rigueur aux êtres vivants, et malgré les résultats intéressants de de Vries, Pfeffer, etc., il faut constater de nombreuses contradictions à ces lois[1]. Les objections suivantes se posent, en effet :

1° L'hémiperméabilité de la cellule n'est pas rigoureuse, elle ne saurait l'être, pour permettre les échanges avec le milieu, aliments et déchets ;

2° L'action des corps dissous sur une même cellule est différente, suivant que celle-ci a subi une adaptation plus ou moins grande à certaines substances ou à certaines concentrations ;

3° L'isotonie n'est certainement pas la seule condition néces-

[1] Notre ami, M. le Dr Chanoz (1899), a mis au point, d'une façon très nette, la question de la pression osmotique et de ses applications biologiques.

saire d'équilibre osmotique à travers des membranes en réalité perméables. Il peut aussi intervenir des facteurs nombreux et d'ailleurs plus ou moins mal connus : l'affinité de la membrane pour les liquides qui la baigne, la constitution variable de cette membrane, l'état électrique, la température.

La vitesse des échanges n'est pas régulièrement proportionnelle à la concentration, elle décroît à mesure que l'on se rapproche de l'état d'équilibre.

Il y a dans l'examen de ces questions un vaste champ d'études neuves et utiles.

Rappelons ce que dit Klebs (1896, p. 68) des circonstances accessoires venant modifier l'influence de la pression osmotique. Soit une solution de 0,1 de Molécule de sel marin isotonique, d'après de Vries, avec 0,1 de Molécule de solution de salpêtre. La première n'arrête point la formation des zoospores chez les Vaucheria, que déjà 0,02 de Molécule de salpêtre l'empêche. Eschenhagen (1889, p. 32) constate que la saccharose cause un très faible arrêt dans la croissance des champignons vis-à-vis du salpêtre, et pense que cela peut s'expliquer par ce fait que, à peine entrée dans la cellule, la saccharose est consommée, soit pour la croissance, soit pour la production des huiles, tandis que le salpêtre s'amasse peu à peu dans le suc cellulaire, et devient gênant même s'il n'y atteint qu'une faible proportion.

L'action purement osmotique des corps, suivant les lois physiques, peut donc être modifiée par ce fait qu'ils peuvent avoir une valeur spécifique pour la formation de tel ou tel organe, et dépendre aussi de leurs propriétés chimiques spéciales.

---

# DEUXIÈME PARTIE

## ÉTUDE PARTICULIÈRE DE QUELQUES ESPÈCES

---

## I

### *ASPERGILLUS VARIABILIS* Gasperini.

Nous avons eu la bonne fortune de rencontrer cette curieuse espèce, dont les caractères sont tellement variables qu'il est difficile d'en donner une diagnose précise, comme le montrera celle qu'en donnait son auteur, Gasperini, en 1887.

« Hyphis erectis, continuis v. varie septatis ac rare ramosis, 1/2-7 mm altis, 5-16 μ diam. Apice vesiculoso inflatis; vesicula varia 10-60 μ diam., vel opice tautum basidiophora, bsidiis radiantibus 6-18 μ long. simplicibus vel ramosis et usque ad tres sterigmata gerentibus, 3-5 μ long. ; conidiis primum lævibus, hyalinis, 3 μ diam., dein viridulibus, 5-6,52 μ diam., sphæricis v. ovoideis, lævibus v. tenue verruculosis. Capitulo integro 9-115 μ diam. Hab. in fruct. putrescentibus Hesperidearum. An differt ab hac sp. St. var. Bainier (1880). Saccardo (*Sylloge*, t. X, p. 525) donne à cette espèce le nom de *Sterigmatocystis variabilis.*

La variabilité désordonnée que présente cette espèce, sur certains milieux où l'on ne saurait dire si elle est Aspergillus ou Sterigmatocystis, montre que l'on a affaire à une forme

mal fixée, plus apte que toute autre à subir l'action du milieu. L'étude que nous en avons faite nous a permis de retrouver les variations signalées par M. Ray (1897) chez le *Sterigmatocystis alba* Van Tieghem, notre espèce étant capable de modifications peut-être encore plus nombreuses et étendues. Nous avons recherché dans quelles conditions précises se produisait l'apparition des diverses parties du végétal et celles pour lesquelles elles se modifiaient.

Développement. — Le mycelium rampant émet un filament dressé qui se renfle en boule ou tête à son extrémité ; celle-ci pousse bientôt sur sa surface une assise de petits bourgeons qui s'allongent jusqu'à atteindre 4 ou 5 $\mu$ de longueur. Ce sont les stérigmates[1] qui produisent les conidies sur leur extrémité, dans le sens basipète. Les choses en restent souvent là. On a alors une forme Aspergillus. D'autres fois, sous ce stérigmate, la tête sporifère continue de bourgeonner, donnant ainsi un tube qui soulève le premier, il en est séparé presque au début par une cloison, rarement la délimitation n'est indiquée que par un simple étranglement. C'est la future baside qui vient de se former. La croissance de la baside peut ou s'arrêter de bonne heure et alors elle est plus courte que le stérigmate, ce qui est rare, ou lui être égale, ou enfin prendre des dimensions énormes, s'allongeant ou se dilatant beaucoup.

Nous verrons que sur certains milieux on peut voir successivement toutes ces phases, mais que pour d'autres chacun de ces stades de développement est définitif et constitue une forme se perpétuant indéfiniment sur ces mêmes milieux, et

[1] Le terme stérigmate a été employé pour la première fois pour les Aspergillus par de Bary (1854, p. 431). Avant lui, Corda, par exemple, désignait simplement ces appendices sous le nom de rameaux. Le mot baside est employé par Cramer (1860), l'auteur du genre Stérigmotocystis, dans sa description du *Sterigmatocystis antacustica*. — Pour M. Wilhelm (1877), qui n'admet pas le genre Stérigmatocystis, il n'est question que de stérigmates simples ou ramifiés.

que, de plus, ce milieu leur imprime un commencement de fixation se manifestant sur d'autres milieux.

On pourra rencontrer cette espèce aux états suivants fixés ou transitoires :

1° Etats pénicilloïdes, sans tête fructifères dilatées en boules et même parfois avec pied fructifère mal différencié, peu ou pas ramifié, ressemblant aux Oidium :

2° Etat Aspergillus. Aspergillus de toutes dimensions ;

3° Etat Sterigmatocystis. Sterigmatocystis de toutes dimensions ;

3° Enfin à des états plus compliqués que la forme Sterigmatocystis elle-même.

Sur certains milieux où l'espèce semble subir un véritable affolement, on peut rencontrer toutes ces formes réunies.

### Conditions de formation des conidies et modifications morphologiques de l'appareil fructifère.

Température. — L'A. *variabilis* supporte très bien les températures élevées. Nous avons constaté que le développement se faisait mal et que la germination était retardée au delà d'une dizaine de jours sur pomme de terre, pour une température de 10 degrés ; le développement se fait bien entre 25 et 30 degrés et on a une végétation très appréciable après vingt-quatre heures ; mais la température optima est de 30 à 35 degrés. Vers 40 degrés le développement est à peine ralenti, nous n'avons pas recherché l'action de plus hautes températures. Aussi n'avons-nous pas été surpris, lorsque ayant demandé qu'on nous envoyât des moisissures du Tonkin, nous reçûmes, dans des récipients soigneusement scellés, des tranches de pain qui étaient complètement et exclusivement envahies par l'espèce que nous étudions. Le substratum était recouvert d'une épaisse poussière de conidies, sous laquelle se discernaient mal les pieds sporifères desséchés. Cette espèce doit être particulièrement abondante dans les pays chauds.

Composition chimique du substratum. — Notre but n'était point ici de recommencer les admirables recherches de Raulin (1869), étendues par celles de Naegeli (1879), Molisch (1894), Benecke (1894), mais simplement de rechercher l'action de quelques substances très diverses, de façon à voir si quelqu'une ou un groupement de plusieurs d'entre elles, pouvaient avoir une action spéciale sur la formation des conidies, comme l'a déjà fait Klebs (1896) pour l'*Eurotium herbariorum*, et de rechercher, ce qui nous préoccupait plus encore, quel retentissement la composition chimique du substratum pouvait avoir sur la morphologie de l'appareil fructifère.

Siebenmann (1883, p. 17), puis Klebs (1896) ont remarqué pour les espèces d'Aspergillus qu'ils ont étudiées, que les substances riches en matières hydrocarbonées leur convenaient beaucoup mieux que les substances azotées. Nous n'avons pu mettre en évidence une telle préférence pour l'*A. variabilis*. Il donne un développement également rapide et beau sur pomme de terre, jus d'orange, jus de pruneaux, amidon, pain, et sur albumine de l'œuf, solution de peptone, etc.

Le développement n'est pas moins faible sur solution d'azotate d'ammoniaque ou eau de levure, que sur glucose, Raulin sans azote, tanin. On ne peut distinguer des effets différents de ces deux catégories de substratum pour *l'Aspergillus variabilis*.

Influence de l'air. — Comme nous l'établirons plus loin pour différentes espèces, et comme Klebs (1896) l'a déjà montré pour l'*E. herbariorum*, les pieds fructifères ne peuvent se former que dans l'air. C'est un fait bien connu que les moisissures constituent leur appareil sporifère seulement à l'air, et se présentent à l'état mycélien stérile lorsqu'elles sont submergées. Exception doit être faite, cependant, pour quelques espèces, probablement adaptées depuis longtemps à la vie submergée, et qui peuvent produire leurs conidies dans cette situation : tels sont les Dematium et Cladosporium, qui pullulent dans les solutions.

L'*A. variabilis*, cultivé sur Raulin et sous huile d'olive, donnait un développement total abondant mais pas de fructifications aériennes.

Cependant l'*A. variabilis* présente cette particularité, très remarquable, de pouvoir végéter et fructifier pendant assez longtemps à l'intérieur des liquides, et si l'on en fait une série de reports dans le même liquide, on assiste à une curieuse adaptation à la vie submergée. Cette adaptation s'opère sur tous les milieux liquides peu nutritifs, et aussi sur des solutions de substances fortement nutritives si l'assimilation est gênée par une concentration trop forte, et, d'une façon générale, dans des conditions peu favorables à une nutrition normale. Voici comment s'opère cette adaptation : une spore, en germant, émet des filaments mycéliens qui se ramifient et donnent naissance à des pieds fructifères, dont la tête peut produire des stérigmates normaux porteurs de conidies *lisses* peu nombreuses, de dimensions presque toujours inférieures à la normale. Notons en passant que, dans les végétations aériennes de ce champignon, ce sont les conidies qui varient le moins. A côté de ces stérigmates, d'autres se sont allongés et transformés en véritables pieds fructifères, identiques à celui dont ils sortent; ils se hérissent, à leur tour, vers leur extrémité de stérigmates normaux ou prolifères. Ces pieds fructifères de deuxième ordre peuvent en produire à leur tour de troisième ordre, et ainsi de suite, aussi longtemps que la végétation se poursuivra, la transformation devient de plus en plus générale et accentuée, à mesure que l'âge de la culture augmente et que le report est d'un degré plus élevé. Cette prolifération n'affecte pas toujours les stérigmates exclusivement, elle peut concerner le pied (fig. 1), la tête renflée ou les conidies. Parfois les choses restent longtemps dans cet état, mais le plus souvent, au bout de quelques reports, on ne devine plus les pieds fructifères qu'à la ramification des filaments, et, enfin, la trace en disparaît complètement : on ne voit plus qu'un mycelium absolument stérile.

Nous allons passer en revue quelques cas particuliers de cette adaptation à la vie submergée.

Sur liquide de Raulin, elle ne se produit jamais : c'est le cas normal; la plante comprend l'appareil végétatif ou mycelium baignant dans le liquide et l'appareil reproducteur aérien.

Fig. 1. — Végétation submergée de l'*Aspergillus variabilis* : A, dans eau de levure ; B, dans Raulin sans azote. (Gross. 320.)

Chacun reste bien dans son milieu. Sur Raulin sans azote, la végétation se fait surtout à l'intérieur du liquide; la plupart des individus y poursuivent leur évolution complète, mais l'appareil reproducteur subit la prolifération que nous venons de décrire, les pieds fructifères modifiés présentent une membrane épaisse, mais très réfringente (fig. 1). En *e*, *c*, on voit des têtes fructifères bien reconnaissables, elles se sont allongées en un gros tube, qui s'échappe latéralement ou en continuité avec le filament primitif; ces têtes sont hérissées de stérigmates nor-

maux sur le reste de leur surface ; l'ensemble offre l'aspect d'un épais filament, présentant de distance en distance de grosses géniculations couvertes de stérigmates. On voit (fig. 1) en *c*, *e*, un semblable allongement de la tête fructifère ; en 1, 2, 3, des proliférations de stérigmates et, en 4, de spores; dans la figure *d*, il s'est produit un allongement du pied lui-même ; on voit souvent que le protoplasma s'est contracté à l'intérieur du tube, quelquefois le phénomène en reste là, souvent il se poursuit.

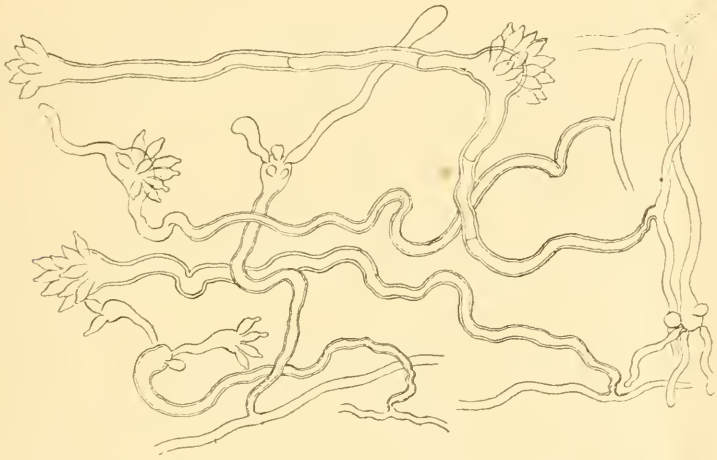


Fig. 2. — Végétation submergée de l'*Aspergillus variabilis* dans une solution de sel de Seignette à 5/100. (Gross. 320.)

Ce protoplasme se revêt d'une fine membrane, puis le nouveau filament ainsi formé perce la paroi du tube primitif et fait saillie à l'extérieur; il portera à son tour des conidies plus ou moins rudimentaires sur son extrémité renflée.

Sur sel de Seignette à $\frac{5}{100}$, le caractère dominant de cette végétation est le contour sinueux et parfois spiralé des filaments (fig. 2).

L'azotate d'ammoniaque fournit une végétation particulièrement intéressante de la forme submergée, tandis qu'a lieu parallèlement un développement aérien assez important.

A $\frac{1}{1000}$, la végétation est assez chétive et les pieds fructifères modifiés, assez peu nets (fig. 3, *a)*; dans un deuxième report en

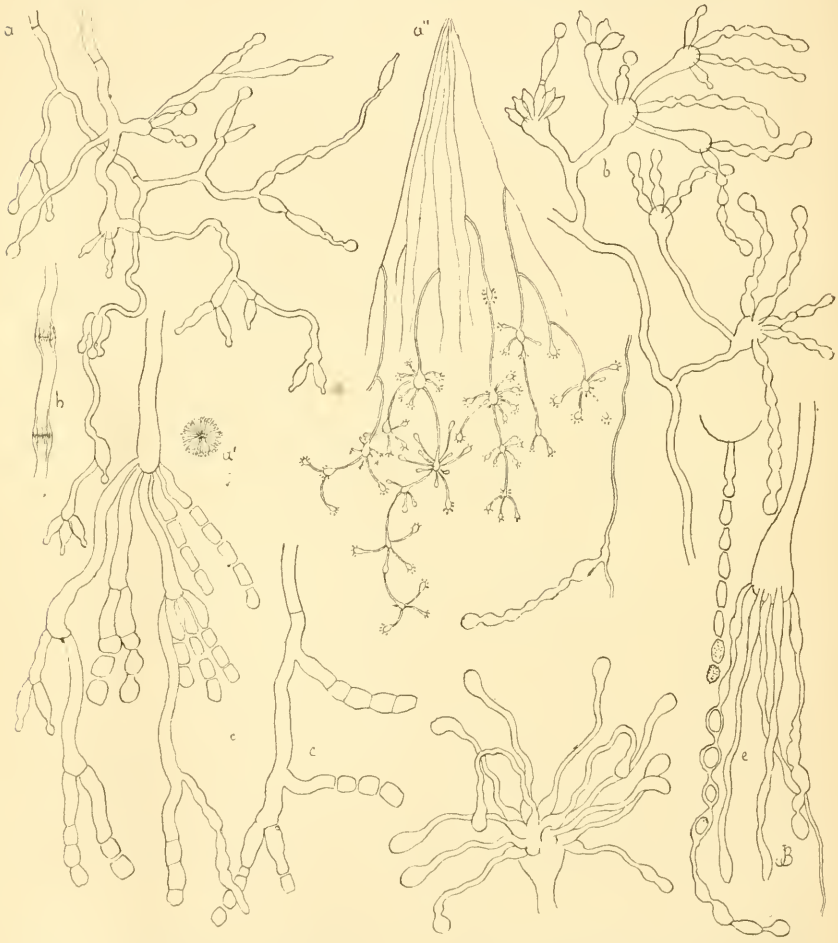



Fig. 3. — Végétation submergée de l'*Aspergillus variabilis* dans diverses solutions d'azotate d'ammoniaque (sauf *h)*; *a* végétation en boule grand. nat.; *a'* portion faiblement grossie de cette boule. Les autres figures sont à un grossissement d'environ 350.

flacon d'Erlenmeyer le développement s'accentue, et il flotte au sein du liquide des masses ayant une forme en boule très nette. Nous en avons figuré une, grandeur naturelle (fig. 3, *a'*) : elles

sont constituées par des filaments mycéliens rayonnants portant des pieds fructifères très proliféres dans la zone externe de la sphère (fig. *a''*) sur Az $H^4$ Az $O^3$ au $\frac{1}{100}$ (fig. *b)*, on voit apparaître des chapelets de spores, mais celles-ci ne s'individualisent que rarement, donnant lieu à des filaments toruleux qui prolongent les stérigmates. Cette individualisation se fait, mais d'une façon particulière, dans la solution à $\frac{5}{100}$ (fig. *c'*), où les spores absolument lisses prennent une forme cuboïde très remarquable. Les stérigmates sont eux-mêmes tronqués carrément à leur extrémité, les têtes fructifères sont peu ou point renflées. Sur Az $H^4$ Az $O^3$ $\frac{50}{100}$, il se fait encore un développement submergé, mais faible; les conidies ont une tendance plus nette à s'individualiser : on peut les voir différenciées dans l'intérieur du tube produit par l'allongement des stérigmates (fig. *e)*.

Sur tartrate d'ammoniaque $\frac{5}{100}$, la prolifération des pieds fructifères affecte une série de dilatations coniques séparées par un étranglement, qui donnent un aspect hormodendroïde au champignon; les extrémités sont souvent terminées par de petites boules sessiles (fig. 4) : dès le deuxième report, le champignon était complètement stérile, sans qu'il restât de traces des pieds fructifères.

Sur solution de peptone, ne se produisent jamais ces fructifications submergées; on a seulement des fructifications aériennes, avec un court mycélium plongeant dans le liquide, qui est l'appareil végatif de la plante. Il n'en est pas de même si l'on ajoute des substances toxiques qui gênent la nutrition, tel est le cas de solution composées de $\frac{\text{sulf. de cuiv. } 0,1 + \text{pep. } 1}{100}$ ou $\frac{\text{sulfate de zinc } 0,1 + \text{peptone } 1}{100}$.

Dans ce dernier milieu, les pieds fructifères sont caractérisés par leur trajet ondulé ou spiralé (fig. 5). Pour

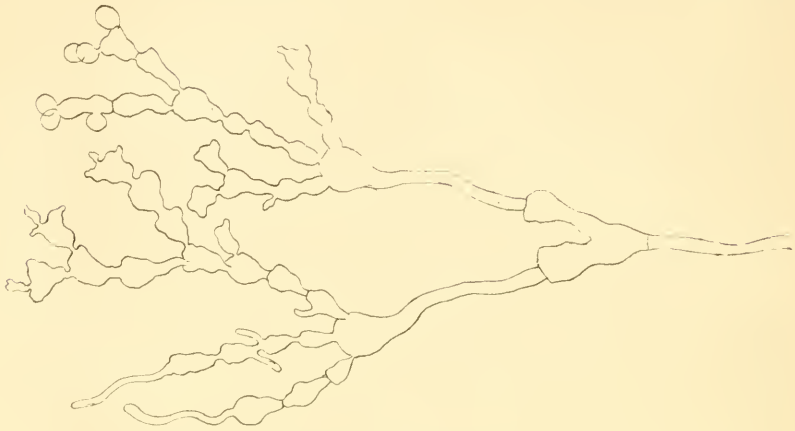


Fig. 4. — Végétation submergée de l'*Aspergillus variabilis* dans une solution de tartrate d'ammoniaque à 5/100. (Gross, 256.)

$\frac{\text{Peptone } 1 + \text{Na Cl } 20}{100}$, le passage à la forme stérile s'effectue,

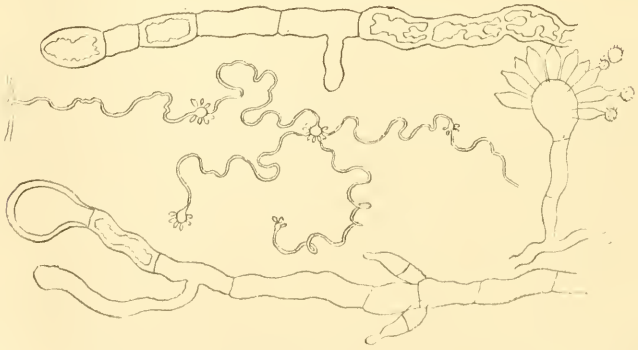


Fig. 5. — Végétation de l'*Aspergillus variabilis* dans une solution de $\frac{\text{Sulfate de zinc, } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$. (Gross 320.)

mais il est très délicat à saisir; il a lieu aux premières générations qui présentent des traces de pieds fructifères.

Nous avons encore observé cette adaptation tres nettement

sur glucose $\frac{20}{100}$, saccharose $\frac{0,01 \text{ à } 10}{100}$, glycérine $\frac{10}{100}$ et même dans l'eau ordinaire, etc.

Les solutions de tanin donnent spécialement lieu à cette adaptation particulière (fig. 6) ; dans la solution à $\frac{10}{1000}$, par

Fig. 6. — Végétation de l'*Aspergillus variabilis* dans des solutions de tanin à 10/1000 et 0,1/1000. — *a*, végétation aérienne ; *a'* et *b*, végétation submergée. (Gross 320.)

exemple, nous rencontrons fréquemment les spores cuboïdes que nous avons signalées dans les végétations dans solutions assez concentrées d'azotate d'ammoniaque (fig. 6, *a*).

Formes dématioïdes. — Une culture provenant d'un troisième report sur tanin en solution de $\frac{10}{1000}$, en flacon d'Erlenmeyer, examinée un mois environ après le premier ensemencement, nous a montré une forme dématioïde, d'ail-

leurs faible et rare, analogue à celle que l'on rencontre fréquemment dans les solutions. Nous avons figuré quelques-unes de ces productions (fig. 7). Les filaments, plus ou moins utriculeux, produisent sur leur pourtour, et plus souvent à leur extrémité, de petites émergences cylindriques ou ovoïdes, séparées du filament par un isthme étroit, et qui peuvent s'en détacher pour flotter dans le liquide. Nous verrons plus loin qu'il se produit là un fait remarquable de convergence avec le Penicillium. Ceci ne peut nous étonner, étant donnée l'étroite parenté de ces deux genres ; placés dans des conditions identiques d'adaptation à la vie submergée, ils reproduisent l'un et l'autre une forme ancestrale qui leur était commune.

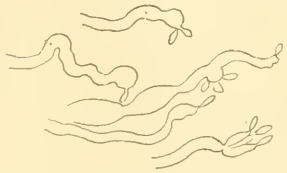


Fig. 7. — Formes dématioïdes de l'*Aspergillus variabilis* végétant dans une solution de tanin à 10/1000. (Gross. 500.)

*En résumé*, nous voyons qu'une spore d'*A. variabilis* peut germer dans l'intérieur d'un milieu nutritif liquide, y fructifier d'une façon incomplète, toutes les parties de l'appareil sporifère subissant une prolifération qui l'amène à l'état stérile. Il n'y a pas perte pure et simple des appareils reproducteurs, mais une modification graduelle de ceux-ci. De telle sorte que les mycelium que l'on trouve dans les solutions ne sont pas comparables à celui que portent à leur partie inférieure les pieds aériens ; ils ont la valeur de plantes *entières*.

La plante a subi une évolution rétrograde, d'abord vers la forme complètement stérile, puis jusqu'à des formes dématioïdes plus ou moins nettes. C'est un cas remarquable de polymorphisme.

Influence de l'humidité. — L'humidité a une influence très sensible. Elle amène un grand développement du mycelium, qui devient aérien, floconneux, et cela au détriment de l'appareil reproducteur, dont les pieds deviennent rares et les conidies

peu nombreuses. Ce phénomène est évidemment en rapport avec la transpiration. Celle-ci se trouvant gênée dans une atmosphère très humide, la plante a une tendance à accroître la surface par laquelle elle pourra accomplir cette fonction. Au contraire, dans une atmosphère desséchée, la transpiration très active qui se produit doit amener une concentration du suc cellulaire, favorable au cloisonnement qui précède la formation des conidies.

Ces différences sont faciles à reconnaître si l'on fait des cultures en vases clos au-dessus des solutions de Na Cl, comme nous l'avons indiqué au chapitre traitant de la technique. Ces cultures étaient faites sur pommes de terre au-dessus de : 1° eau saturée de NaCl ; 2° NaCl $\frac{10}{100}$ ; 3° Na Cl $\frac{1}{100}$ ; 4° eau pure. Examinée deux jours après l'ensemencement, la culture n° 1 était totalement couverte de fructifications vertes et serrées, sans traces de mycélium aérien. Dans la deuxième condition, la végétation ne recouvrait qu'une partie de la surface de la pomme de terre. Dans la troisième, le tiers seulement était occupé par le champignon, et les pieds fructifères étaient plus espacés et portés sur un mycelium blanc aérien, surtout appréciable sur les bords de la partie verte, dans la région la plus jeune de la culture. Dans la quatrième, on n'a plus qu'un développement très faible où domine le mycelium. Deux jours plus tard, la différence s'atténue, mais demeure toujours très sensible. Douze jours après l'ensemencement, la différence diminue encore, mais on voit néanmoins la culture n° 1 couverte d'une couche pulvérulente épaisse de conidies, les cultures n$^{os}$ 2 et 3 recouvrant incomplètement la surface du substratum, et munies d'un riche mycélium aérien floconneux dans les parties jeunes.

*En résumé*, cette expérience montre d'une façon nette qu'une trop grande humidité entrave la formation des conidies et le développement total de la plante, en favorisant cependant la production d'un mycelium aérien. Nous verrons qu'il n'en est

pas de même pour les deux Mucorinées que nous avons soumises à la même expérience. Elles donnent un développement total énorme dans une atmosphère saturée d'humidité, et au contraire très faible dans une atmosphère sèche.

Nous avons observé une différence analogue entre le développement du mycelium et celui de l'appareil reproducteur conidien, en cultivant le champignon sur des milieux plus ou moins solides, retenant plus ou moins l'eau. Nous avons fait nos cultures : 1° sur solutions d'$AzH^4$, $AzO^3$ à $\frac{5}{100}$, additionné de gélatine $\frac{4}{100}$ ; 2° *id.* additionné de gélose $\frac{4}{100}$.

Le premier substratum maintenu à 28 degrés constituait un milieu pâteux ou demi-liquide; le deuxième, à cette même température, demeurait solide. Dans aucune de ces cultures on n'observait ce mycelium submergé abondant que nous avons décrit à propos des solutions aqueuses d'azotate d'ammoniaque, mais la culture n° 1 offrait, à côté de fructifications aériennes assez nombreuses, un important mycelium blanc, dressé ; dans l'autre, le mycelium, peu développé, restait étroitement rampant sur le substratum et donnait les pieds fructifères.

Ces différences d'importance entre le développement de l'appareil reproducteur et celui de l'appareil végétatif s'observent bien aussi au moyen de cultures comparatives sur pain très mouillé, et sur pain qui, après avoir été mouillé, a été desséché incomplètement. Le mycelium aérien abonde sur le premier milieu. De plus, dans ces conditions, les pieds fructifères présentent de remarquables anomalies que nous décrirons plus loin.

Variations de formes correspondant a la composition chimique et physique du milieu. — A chaque modification survenue dans le milieu correspond une variation plus ou moins grande dans la forme du champignon. Il faut distinguer

plusieurs facteurs dans cette influence du milieu : 1° la composition chimique (qualité) ; 2° la quantité des substances nutritives ; 3° la concentration des solutions. Il faut bien distinguer les effets de ces deux dernières actions. L'accroissement de la quantité est favorable au champignon jusqu'à une certaine limite, en deçà de laquelle elle permet à la plante d'atteindre un développement plus considérable en mettant à sa disposition plus de matériaux pour s'édifier et se développer. Au delà de cette limite se produit un effet contraire : la pression osmotique résultant de la concentration intervient pour gêner la nutrition et l'entraver plus ou moins complètement ; jusque-là elle avait été masquée, elle peut enfin provoquer la plasmolyse et la mort ; 4° et, marchant de pair avec la concentration, la consistance du milieu.

Sur des milieux très nutritifs, comme liqueur de Raulin, pomme de terre, surtout si elle est acidifiée par addition de solution d'acide tartrique à $\frac{1}{100}$, pain humide, le développement anormal devient la règle. Nous reproduisons un certain nombre de dessins de ces malformations, pour donner une idée de la variation désordonnée qui s'effectue sur ces substratum. Il devient impossible de préciser dans ces conditions à quelle espèce on a affaire : Sterigmatocystis ou Aspergillus, avec fréquent retour à des formes pénicilloïdes. Dans ces conditions, toutes ces formes peuvent coexister sur un même milieu.

Ayant fait nos premières cultures de cet organisme sur les milieux en question, nous nous sommes demandé si nous n'avions pas un mélange de plusieurs espèces, et nous étions surpris de la difficulté qu'il y avait à les isoler. Cependant, l'observation de cas fréquents de continuité entre ces formes diverses ne nous laissait bientôt plus de doute sur leur identité. D'ailleurs, il y a un caractère qui ne varie *jamais* dans les fructifications aériennes, c'est celui des dimensions des spores échinulées.

On observe dans ces cultures des formes pénicilloïdes très

simples, telles que celles que présente parfois le *Penicillium glaucum* végétant sur milieu défavorable ou peu nutritif (fig. 8).

C'est encore un cas très net de convergence des formes conidiennes entre les deux genres Penicillium et Aspergillus.

Fig. 8. — *Aspergillus variabilis.* Formes pénicilloïdes. (Gross. 275.)

Dans ces cas, les Stérigmates sont souvent sessiles sur le mycelium en une région quelconque, ou régulièrement étagés le long de celui-ci.

On a encore des formes Aspergillus nettement caractérisées. Le pied de ces Aspergillus est continu ou cloisonné, simple ou ramifié; d'autres fois, la tête renflée du pied fructifère porte à la fois des stérigmates simples et des basides à stérigmates; ceux-ci, dans tous les cas, richement pourvus de conidies. On trouve enfin la forme Stérigmatocystis souvent très prolifère, la prolifération atteignant les basides ou les stérigmates (fig. 9-10). On a fréquemment aussi un bourgeonnement énorme des têtes fructifères, comme cela est figuré (fig. 12). On peut voir dans le fait de la coexistence de formes différentes sur le même milieu, le résultat de la lutte entre les influences héréditaires et les influences du milieu.

Les faits de variations présentés par cette espèce nous semblent précieux pour nous en faire entrevoir l'histoire phylogénétique, depuis les formes oïdiales (fig. 8) et dématioïdes communes aux Penicillium, Aspergillus et Sterigmatocystis. C'est une preuve de plus de l'étroite parenté de ces trois formes et de leur évolution commune.

Si les formes Penicillium et Aspergillus semblent assez bien séparées actuellement et ne paraissent que rarement côte à côte, présentant aussi des différences notoires dans la constitution de leur perithèce, il n'en est pas de même des Aspergillus et Sterigmatocystis, qui peuvent être facilement mêlés actuellement dans le développement ontogénique d'une même

Fig. 9. — *Aspergillus variabilis.* Culture sur liquide de Raulin. (Gross. 280.)

Fig. 10. — *Aspergillus variabilis.* Culture sur pomme de terre très humide. (Gross. 260.)

espèce et constituer l'un ou l'autre, suivant le milieu, la forme définitive du champignon.

C'est pourquoi il nous semble que l'on ne saurait accorder une valeur générique au caractère de la présence de basides, qu'il vaudrait mieux parler simplement d'Aspergillus à stérigmates simples ou ramifiées, comme le font généralement les mycologues allemands. D'autant plus que la distinction entre ces deux formes, appuyée sur le développement du périthèce, continu ou discontinu, parfaitement fondée à l'époque où M. Van Tieghem écrivait son travail sur le développement des

Ascomycètes (1877), s'est trouvée en défaut depuis (*Aspergillus flavus* à développement discontinu). L'*A. variabilis*, dont on ne saurait dire, d'après les ramifications des stérigmates, si c'est un Aspergillus ou un Sterigmatocystis, qui peut être tantôt l'un, tantôt l'autre, ou les deux à la fois, suivant les milieux, possède un sclérote qui ne nous a jamais donné d'asques, il s'agit donc d'un développement discontinu au premier chef.

Fig. 11. — *Aspergillus variabilis*. Culture sur pomme de terre arrosée d'acide tartrique 1/1000. (Gross. 275.)

Sur d'autres milieux que ceux que nous venons d'étudier, le champignon se fixe dans sa forme, de telle sorte que l'on peut en donner une diagnose exacte; elle se maintient indéfiniment sur ce milieu. Les différences de ces formes sur chaque milieu sont de celles dont on constitue habituellement des espèces. Dans ce cas, l'influence du milieu finit par l'emporter sur les influences héréditaires.

Cultivé sur ces milieux, l'*A. variabilis* s'y adapte rapidement et y subit un commencement de fixation, se comportant comme le *Sterigmatocystis alba* qu'a étudié M. Ray.

Passons en revue quelques-unes de ces formes nettement définies.

Sur jus de pruneau à $\frac{25}{100}$ on a un Aspergillus très pur, d'assez grande taille, dont le pied a généralement 280 $\mu \times 9{,}5\,\mu$, cloisonné ou non, tête renflée 28 $\mu$ diam., stérigmates 5-6 $\mu$, spores habituelles. Sur mélange à volumes égaux de jus de pruneau et de liqueur de Raulin, il se développe de beaux Aspergillus, de taille un peu plus forte que ceux du jus de pru-

neau seul; pas non plus de Sterigmatocystis, comme sur Raulin seul, mais il se produit des sclérotes [1]. L'Aspergillus comme le Sterigmatocystis peut donc donner lieu à ces forma-

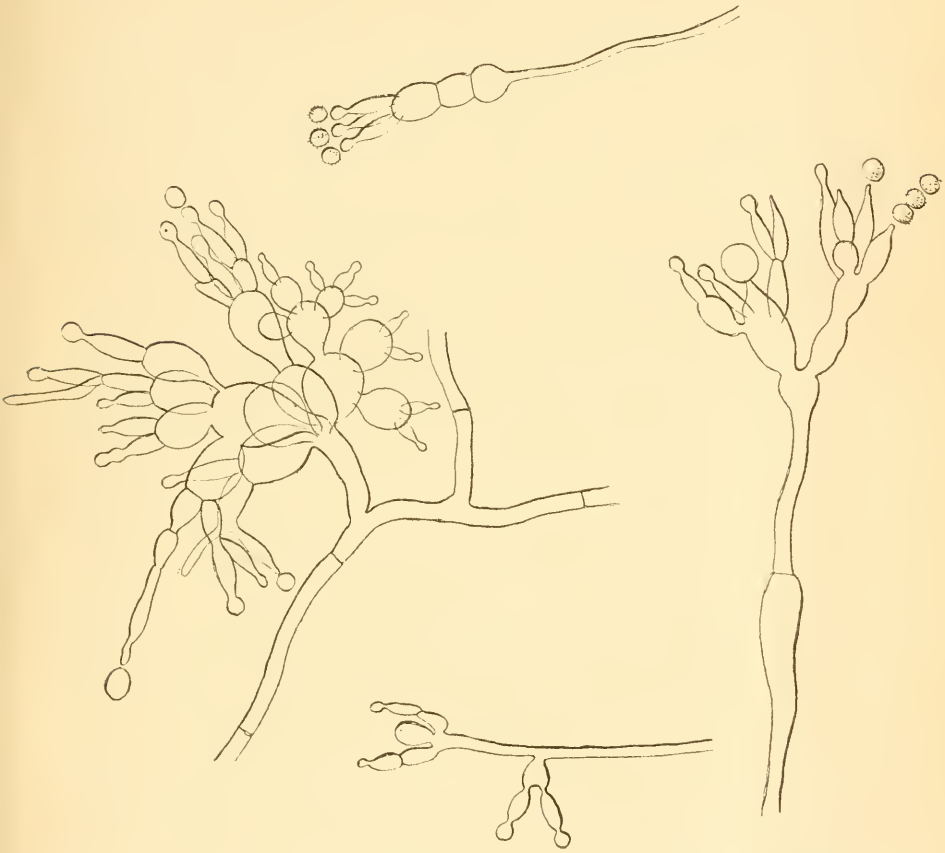


Fig. 12. — Formes prolifères de l'*Aspergillus variabilis*. Culture sur pomme de terre, arrosée avec une solution d'acide tartrique à 1/1000. (Gross. 550 )

tions. On constate souvent sur la membrane des pieds fructi-

[1] Nous employons toujours dans ces cultures le jus de pruneau cuit. Les fractions 12 ou 25 ou 50 pour 100 indiquent la proportion des poids de fruit employés à celui de l'eau dans laquelle a été faite la décoction.

fères développés sur jus de pruneau un épaississement irrégulier comme en dents de scie (fig. 17).

Sur les solutions de tanin on a de très petits Aspergillus, à stérigmates peu nombreux, mais avec de longs chapelets conidiens Le développement total est d'ailleurs fort abondant et toute la surface du substratum liquide se recouvre assez rapidement d'une couche verte d'appareils conidiens. On ne saurait donc dire que ce sont là des formes pathologiques[1]. Dans un mélange à parties égales de liquide de Raulin + tannin $\frac{10}{1000}$, les pieds fructifères sont plus longs, et l'on peut voir quelquefois de petits Stérigmatocystis à basides égalant les stérigmates.

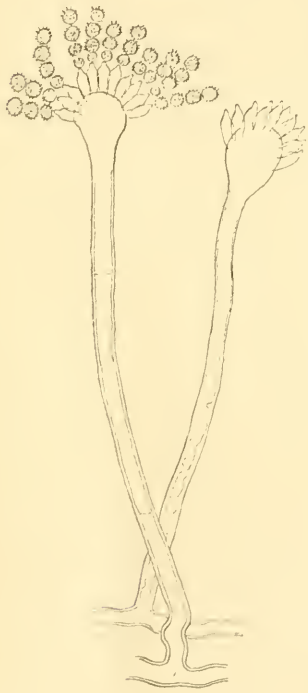


Fig. 13. — Pieds fructifères de l'*Aspergillus variabilis* végétant sur jus de pruneau. (Gross. 320.)

Sur Raulin sans azote, eau de levure $\frac{10}{1000}$, solutions de glucose ou saccharose, on a aussi de petits Aspergillus dont les dimensions varient avec chacun des milieux mais restent constantes pour chacun d'eux. De plus, les déformations qui se produisent pour les individus qui poursuivent leur développement dans l'intérieur de ces liquides et que nous avons décrites, retentissent souvent sur l'appareil aérien, qui présente les mêmes proliférations, quoique à un degré moindre.

[1] Ces variations ont, en effet, les allures d'un phénomène normal toujours concomitant de conditions parfaitement déterminées, elles sont, de plus, compatibles avec l'intégrité des organes.

Sur empois d'amidon, dextrine, se développent abondamment des formes Aspergillus d'assez petite taille.

Sur des milieux plus nutritifs, on obtient des Aspergillus bien fructifiés, à côté de Stérigmatocystis; les dimensions sont variables pour chacun d'eux. On a rarement cette forme seule, il semble qu'elle soit le degré le plus élevé de l'évolution de cette espèce, qui n'y atteint qu'avec difficulté.

Sur Peptone $\frac{0,1}{1000}$, il se développe, peu abondamment, un Aspergillus à fructifications vert foncé; à $\frac{25}{1000}$ on a déjà des Sterigmatocystis de formes trapues; à $\frac{40}{1000}$ on n'a plus guère que des Sterigmatocystis à pieds souvent ramifiés. A mesure que s'accroit la quantité de peptone dissoute, les spores prennent une couleur grisâtre de plus en plus accentuée, qui est frappante à l'examen microscopique des cultures. Cette couleur paraît être propre aux milieux riches en azote; elle se montre sur eau de levure $\frac{100}{1000}$, liquide Raulin, où l'on augmente la dose d'azotate d'ammoniaque, etc. Les solutions de peptone, qui donnaient la forme Sterigmatocystis, ne produisent plus que des Aspergillus si on ajoute dans ces solutions des substances toxiques, soit que celles-ci aient une influence spécifique, soit qu'elles entravent simplement la nutrition. Ce fait se produit par exemple avec des solutions de : $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$, où il se développe cependant un stroma dense portant quelques fructifications : $\frac{\text{Sulfate de zinc } 1 + \text{Peptone } 1}{100}$ on n'a que des fructifications Aspergillus très courtes; elles le sont moins sur $\frac{\text{Sulfate de zinc } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$.

Une tranche de pain arrosée avec l'avant dernière so-

lution donne lieu, au contraire, à un abondant développement d'Aspergillus et de Stérigmatocystis mélangés. Sur Acide tartrique $\frac{1,5}{100}$ les spores ne germent pas, mais sur

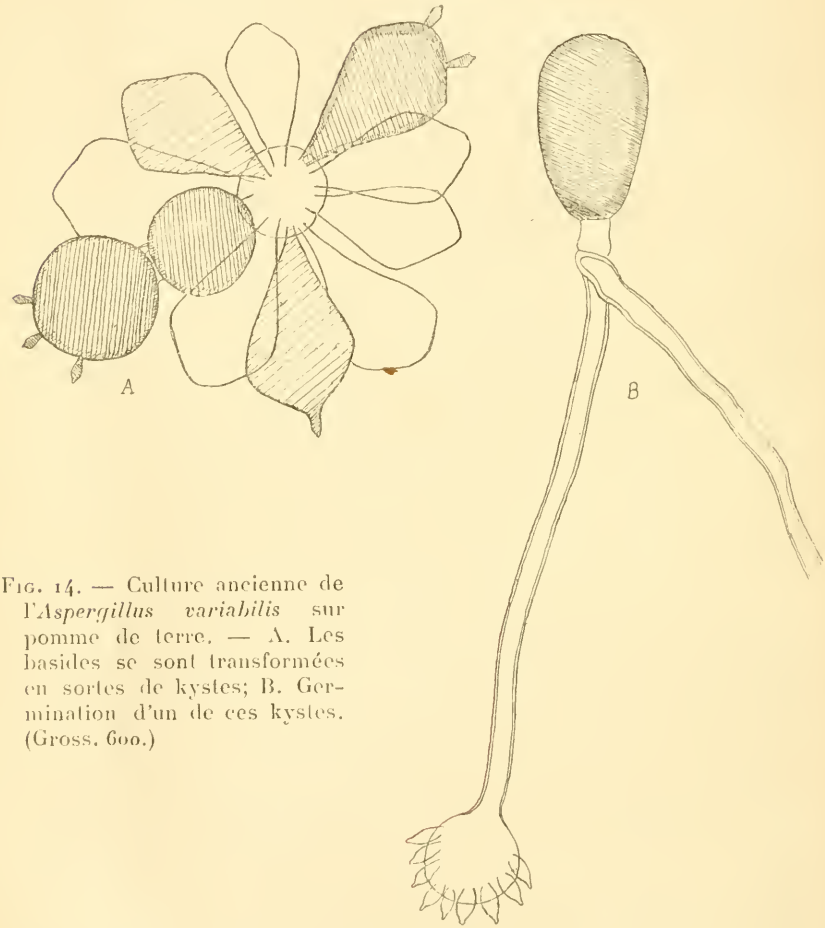



Fig. 14. — Culture ancienne de l'*Aspergillus variabilis* sur pomme de terre. — A. Les basides se sont transformées en sortes de kystes; B. Germination d'un de ces kystes. (Gross. 600.)

$\frac{\text{Acide tartrique } 1,5 + \text{jus. de Pr. } 12,5}{100}$ il ne tarde pas à se produire des îlots superficiels de fructifications d'un beau vert *prasinus*, au lieu de *viridis* qu'elles affectent sur le suc de fruit seul (voir Chromotaxie de Saccardo); les filaments mycéliens

plongeant dans le liquide sont rouges, les pieds fructifères ont en moyenne 460 μ de haut, les têtes 27 μ diam.

Sur pain, sans excès d'humidité, on a des Stérigmatocystis d'environ 470 μ long., tête 55 μ, baside 23 μ, stérigmates 10 μ.

Sur pomme de terre arrosée de peptone $\frac{2}{100}$, se développent les plus beaux Sterigmatocystis ; la tête, à parois très épaisses, a 156 μ diam. ; basides, 25 μ long. ; stérigmates, 5 à 6 μ.

Sur des cultures anciennes de plusieurs mois, nous avons rencontré des basides géantes ayant une trentaine de μ de longueur, de plus, très dilatées avec les parois fortement cutinisées et de couleur brun verdâtre, elles peuvent constituer de véritables kystes (fig. 13) ; nous en avons rencontré qui avaient germé en produisant des Aspergillus.

On voit, en somme, que, si la lutte entre les influences héréditaires et celles du milieu peut entraîner une variation désordonnée ayant pour résultat la coexistence de formes diverses sur un même sol et dans des circonstances identiques, il existe aussi des cas où l'influence du milieu l'emporte et où l'on obtient des formes absolument déterminées et fixes sur ce même milieu.

Nous retrouvons encore cette action immédiate du milieu en étudiant l'INFLUENCE DE LA CONCENTRATION des solutions nutritives sur lesquelles végète le champignon.

C'est un fait très remarquable que la faculté d'adaptation et la puissance de résistance qu'ont beaucoup de formes inférieures de champignons, aux fortes concentrations des solutions.

Tandis que, pour les végétaux plus élevés en organisation, des doses de $\frac{10}{1000}$ sont déjà mortelles, Eschenhagen (1889), qui a étudié le maximum de concentration de diverses substances que peuvent supporter *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, a trouvé que le premier résiste encore à $\frac{53}{100}$

de sucre de canne ou $\frac{21}{100}$ d'azotate de soude. L'*Aspergillus repens*, étudié par Klebs (1886), présente aussi une haute faculté d'adaptation aux concentrations élevées ; il trouve

Fig. 15. — Forme ramifiée de l'*Aspergillus variabilis*. Culture sur pomme de terre maintenue à 40 degrés. — (A et B, gross. 275 ; C, gross. 50.)

Fig. 16. — *Aspergillus variabilis*. Culture sur pomme de terre acidifiée avec une solution d'acide tartrique à 1/1000. (Gross. 200.)

95 pour 1000 pour le sucre de raisin, 57 pour 1000 pour la glycérine, etc.

L'*A. variabilis* offre également cette propriété. Le premier effet de la concentration est de retarder la germination : tandis que sur jus de pruneau à $\frac{12,5}{100}$ la germination se fait en

moins de douze heures, elle demande près de deux jours sur $\frac{\text{Jus de pruneau } 12{,}5 + \text{Na Cl } 3{,}7 \text{ ou } 7{,}5}{100}$. On l'observe seulement le cinquième jour sur $\frac{\text{J. Pr.} + \text{Na Cl } 15}{100}$, et plus du tout avec $\frac{25}{100}$ de Na Cl.

Lorsque l'on augmente la concentration d'une solution nutritive, on remarque une influence favorable d'abord ; la quantité de la plante développée est proportionnelle à la quantité d'aliment fournie, puis l'effet favorable est contre-balancé, annihilé par l'action osmotique, qui était à peu près insensible jusqu'alors.

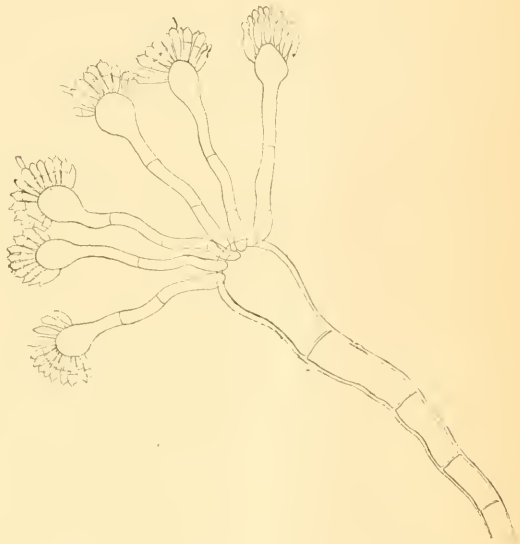


Fig. 17. — *Aspergillus variabilis*. Culture âgée de deux mois, sur pomme de terre. (Gross. 280 )

Le tableau suivant montre ce fait. Nous représentons graphiquement, par un nombre plus ou moins grand de signes +, le développement plus ou moins abondant. Les cultures en flacons d'Erlenmeyer ont été examinées trois jours après l'ensemencement.

| | | Peptone | | Saccharose | |
|---|---|---|---|---|---|
| Jus de pruneau $\frac{12.5}{100}$ + Na Cl. 15 | 0 | $\frac{2}{100}$ | ++++ | $\frac{15}{100}$ | ++ |
| 100 Na Cl. 7.5 | + | 1 | +++ | 10 | +++++ |
| Na Cl. 3.7 | ++ | 0,1 | ++ | 2 | +++ |
| Na Cl. 1.8 | +++ | 0,01 | + | 2 | ++ |
| Jus de pruneau seul | ++++ | | | 0,1 | + |
| | | | | 0,01 | + |

La concentration a non seulement une influence sur le temps de germination et le rendement total de la culture, elle agit encore sur la forme des appareils reproducteur et végétatif.

Elle entraîne une réduction des dimensions de l'appareil aérien, sauf celles des spores et de l'appareil végétatif, qui restent immuables. Ainsi, sur Sel de Seignette $\frac{50}{100}$ on a un développement, mais faible ; beaucoup de stérigmates sont

Fig. 18. — Culture en cellule de l'*Aspergillus variabilis* dans eau de levure à 10/1000, additionnée d'une solution de menthol à 1/1000. Anastomoses des filaments mycéliens. (Gross. 160.)

sessiles sur le mycélium, les pieds ne dépassent pas une hauteur de 42 $\mu$, les têtes de ces petits Aspergillus sont à peine sensibles ; sur $\frac{25}{100}$ les pieds ont 74 $\mu$ long, tête 8 $\mu$ diamètre ; sur $\frac{12,5}{100}$ : pieds, 116 $\mu$ long, têtes 9-10 $\mu$ diamètre ; $\frac{5}{100}$ : pieds 233 $\mu$, têtes 16,30 $\mu$ diamètre.

Sur jus de pruneau additionné de doses croissantes de NaCl, on voit également s'opérer une réduction correspondante des pieds fructifères. Par contre, dans des solutions assez peu concentrées de peptone, on a l'effet inverse : avec $\frac{0,1}{100}$ les pieds fr.

ont 93 $\mu$ long; $\frac{1}{100}$, 350 $\mu$; $\frac{2}{100}$, 526 $\mu$. Ici l'effet peu actif de la pression osmotique est complètement masqué par une nutrition favorable. On remarque encore que plus la solution de peptone est faible, plus le rapport entre les masses du végétal développées dessus et dedans le liquide est en faveur de celle-ci. A mesure que la solution contient moins de peptone, réapparaît la couleur verte normale, qui était devenue vert grisâtre dans les solutions plus riches.

En *résumé*, une trop faible concentration des solutions nutritives produit généralement les mêmes effets qu'une trop forte concentration de ces solutions, savoir : accroissement de la végétation submergée, diminution de taille des appareils fructifères aériens.

Influence de la lumière.— Elfving (1890, p. 105) rapporte l'observation curieuse qu'il aurait faite sur l'*Eurotium herbariorum*, croissant à la lumière solaire d'une intensité moyenne, de la production dans ces conditions d'une forme levure; celle-ci devenait même une race héréditairement fixée, incapable de faire retour à l'Eurotium. Ce fait s'appliquant à un Eurotium avait des chances de se retrouver chez des espèces voisines. Klebs a fait des expériences dans ce sens avec l'*A. repens*, dont il a exposé directement les cultures au soleil d'avril, il n'a jamais rien constaté de semblable.

Nous avons répété ces expériences en juillet. Une culture sur pomme de terre était exposée en un lieu où elle recevait directement les rayons solaires pendant toute la journée; une autre culture était placée dans les mêmes conditions, mais enveloppée d'un papier d'étain, cette deuxième culture servant à apprécier la part attribuable à l'élévation de température qui résultait de cette exposition. Nous observions un retard dans les deux cultures, mais beaucoup plus important pour celle qui n'était pas abritée de la lumière; de plus, les fructifications y présentaient une coloration grisâtre, au lieu de la

belle couleur verte qu'offrait la culture témoin. Une lumière trop intense peut donc retarder le développement, jamais elle n'a favorisé la production de formes en levure. Il se produit une action parallèle sur liquide de Raulin.

## Sclérotes.

Les sclérotes des Eurotium sont considérés comme un stade de développement du champignon qui évolue vers sa forme périthèce ; tantôt ce stade n'est que de courte durée, tantôt il persiste très longtemps, le passage à l'état périthèce ne s'effectuant qu'après une période de repos ; dans d'autres cas, le sclérote paraît avoir perdu la faculté de pousser plus loin son perfectionnement et reste à la phase sclérote, c'est ce qui se produit pour l'*A. variabilis*, qui, pendant les deux années que nous l'avons observé, ne nous a jamais donné la forme parfaite, quelques soins que nous ayons apportés à l'obtenir. Nous les avons inutilement fait reposer pendant quelques jours ou durant des mois, et replacés ensuite en milieu humide, nutritif ou non.

Le développement du fruit ascifère d'un Aspergillus a été pour la première fois décrit par de Bary (1870), qui prétend à leur origine sexuelle, parce qu'il a vu s'opérer la conjugaison des filaments spiralés qui en sont le début. M. Van Tieghem est opposé à la théorie de la sexualité de ces organes ; il est d'ailleurs des sclérotes ou des périthèces qui résultent d'un bourgeonnement homogène du mycelium, cas où il ne saurait être question de sexualité.

Tous les Eurotium, Aspergillus ou Sterigmatocystis, passent par une phase sclérote, la maturation de ceux-ci se faisant généralement immédiatement chez les premiers, et après un temps de repos chez les seconds.

Quelles sont les conditions qui favorisent l'apparition de ces organes ? M. Brefeld (1881, p. 132) constate que les périthèces

de l'*Eurotium herbariorum* se forment principalement en automne, si le champignon a déjà produit de nombreuses générations ; Siebenmann (1883, p. 23) obtient ces fruits au moyen de cultures à des températures élevées ; Elfving (1890) constate aussi leur efficacité et, pour Klebs, une haute température constante est même le meilleur moyen de s'en procurer.

Développement. — En prélevant des portions du thalle dans les parties jeunes des régions où se forment des sclérotes, on peut les observer à différents stades de développement et constater qu'il se fait par un bourgeonnement homogène du mycélium, c'est-à-dire aux dépens d'un certain nombre de ramifications non différenciées du mycélium, qui s'entre-croisent, se pelotonnent et se ramifient de plus en plus, de façon à constituer bientôt une masse homogène de pseudo-parenchyme ; ces petits nodules sont d'abord blancs, puis bruns et brun foncé presque noir. En coupe transversale, ils présentent une coloration brun rouge plus foncée vers la périphérie. Cette région est constituée par des cellules à parois très épaissies, tandis que dans la région centrale se reconnaissent encore les filaments. Ces sclérotes peuvent atteindre au maximum $1^{mm}5$ ou 2 de diamètre.

Conditions de formation de sclérotes. — Ces conditions sont diverses, et leur production peut dépendre de la quantité ou de la qualité des éléments du substratum, de sa consistance, de la température ou de l'état des spores.

Une température élevée, voisine de 30 degrés, favorise la formation des sclérotes. Mais, même à cette température, le développement se fait plus ou moins rapidement suivant les milieux. Ils étaient très abondants sur pomme de terre additionnée de $\frac{\text{Sulf. de Zn.} + \text{P. } 1}{100}$ et sur $\frac{\text{Sulf. de Zn. } 0{,}1 + \text{P. } 1}{100}$.

Le sulfate de zinc, dont la présence provoque un épaississement des membranes des parties filamenteuses, paraît avoir

une action très favorable sur la production des sclérotes. Après huit jours, il ne s'en était produit aucun sur pain. Ils se montrent rapidement sur tranches d'oignons; on remarque alors à la surface de ce substratum, complètement recouvert d'une couche verte de fructifications, des bouquets de pieds fructifères beaucoup plus longs que les autres, et constitués généralement par de beaux Aspergillus. A la base de ces touffes, on trouve des sclérotes avec lesquels elles sont en relation; ils ont dû germer sur place et produire, alors que le milieu nutritif était épuisé, les Aspergillus aux dépens de leurs réserves nutritives. Ces derniers sont souvent accolés en faisceaux, au moins à leur base.

Sur milieux liquides, la production des sclérotes est beaucoup plus rare qu'en milieux solides et ne se fait que sur ceux qui possèdent une assez grande valeur nutritive. Il faut, de plus, que le mycelium avec ses fructifications ordinaires ait recouvert toute la surface du liquide et constitué ainsi une croûte solide. A partir de ce moment, on voit la culture se recouvrir d'un feutrage d'un mycelium blanc, portant de rares et très faibles fructifications conidiennes, souvent réduites aux stérigmates conidifères; ces filaments proviennent de la germination sur place des spores de la première couche verte, maintenant complètement cachée. Si, après quelque temps, on soulève ce feutrage blanc, on aperçoit au-dessous de lui d'innombrables sclérotes qui se touchent tous (culture sur liquide de Raulin). Sur jus de pruneau il s'en forme rarement, sur d'autres liquides moins nutritifs, il ne s'en produit jamais.

Le mycelium du feutrage en question présente fréquemment une modification particulière de la membrane, consistant en un renflement brunâtre au niveau des cloisons (fig. 3, *h*). Cet épaississement, qui se colore en violet par la solution étendue de rouge de ruthenium, doit être de nature pectique (Mangin, 1892).

L'état des spores a également une influence sur la production des sclérotes. Nous avons ensemencé sur pomme de terre des

spores d'*A. variabilis* provenant d'une culture très desséchée sur pain, qui nous arrivait du Tonkin, et nous avons été frappé de la rapidité avec laquelle cette culture montra des sclérotes ; elle en était recouverte dès le deuxième jour, alors qu'il n'en existait encore aucun dans une culture témoin. Plusieurs agents ont pu ici déterminer la modification des spores qui se manifeste ainsi : des températures élevées, la sécheresse ou l'atmosphère confinée et l'obscurité qui régnaient à l'intérieur du récipient.

Dans les expériences que nous avons décrites ci-dessus, sur l'influence de la lumière sur le développement du champignon, il ne s'est jamais formé de sclérotes malgré l'augmentation de température favorable. Ces expériences étaient faites au mois de juillet, à une époque où la température ne s'abaissait guère au-dessous de 24 degrés dans la salle où se faisaient ces cultures, et quoiqu'elles ne fussent pas maintenues à température constante, l'abaissement nocturne de celle-ci était insuffisante à expliquer l'absence des sclérotes.

Une des circonstances qui favorisent le plus la formation des périthèces, est l'existence d'une atmosphère confinée. Ils apparaissent le plus souvent entre le substratum et la paroi du récipient, dans des régions défendues contre l'accès de l'air[1]. On peut se demander, il est vrai, si c'est le manque d'oxygène ou la compression résultant d'un espace insuffisant qui agissent

[1] Nous avons été assez heureux pour rencontrer l'*Aspergillus nidulans*, avec ses perithèces si remarquables par leur enveloppe épaisse de branches ramifiées terminées par de grosses cellules sphériques à fortes parois, et par leurs ascospores d'un beau rouge. Ce champignon développait abondamment ses périthèces sur les milieux solides comme sur les milieux liquides les plus pauvres, tels que de l'eau ordinaire contenant des traces de jus de pomme de terre. L'examen comparé que nous avons pu faire des conditions de développement des perithèces d'*Aspergillus nidulans* et des sclérotes d'*A. variabilis*, nous a montré que ces deux organismes ne se comportaient pas toujours de même, vis-à-vis des mêmes conditions.

ici. Il arrive quelquefois qu'une tranche de pomme de terre, par exemple, utilisée comme substratum en boîte de Petri, se soulève dans sa partie médiane par suite d'un commencement de dessiccation ; il en résulte entre elle et la paroi de la boîte une cavité close, quelquefois assez spacieuse, où les sclérotes se produisent abondamment. On en obtient un grand nombre, même à des températures d'une vingtaine de degrés, en remplissant aux trois quarts une boîte haute, de pomme de terre d'abord cuite à la vapeur d'eau et écrasée, puis stérilisée à 120 degrés et ensemencée ; on lute exactement les bords du couvercle. La forme conidienne se développe en premier lieu, mais si l'on ouvre la boîte après dix ou quinze jours, on remarque qu'il s'est formé à la surface de très nombreux sclérotes. Ces faits doivent faire rejeter l'hypothèse d'une influence exclusive de la compression.

---

## II

## *PENICILLIUM GLAUCUM* Link.

Cette espèce, qui constitue une des moisissures les plus vulgaires, a joué un rôle prépondérant dans l'histoire de la Mycologie. Elle est vraisemblablement connue depuis fort longtemps, au moins d'une façon superficielle, car son étude scientifique réclame le concours de forts grossissements.

Les premières observations datent de Micheli (1729, t. II, fig. 3), qui décrit un Penicillium sous le nom d'*Aspergillus albus;* puis, Linné en parle sous le nom de *Mucor crustaceus albus* (1764, *Species plant.*, II, editio tertia, p. 1656); il s'appellera ensuite *Monilia digitata* Persoon (1801, *Syn. meth. fung.*, Göttingen, p. 695). C'est Link qui est l'auteur du genre Penicillium et du nom d'espèce glaucum, aujourd'hui généralement employés (*Observ. in ordines plant. natur.* Dissertatio prima, p. 16 et 17). Fries, en 1829, restitue à cette plante le nom d'espèce donné par Linné, et la nomme *P. crustaceum* (*System. mycol.*, III, puis *Summa vegetab.* Upsaliæ, 1849). Il constate le premier les formes *Coremium* de cette espèce. Ensuite se produisent les innombrables travaux des polymorphistes, qui ne font guère que retarder la connaissance de cette plante. En 1875, Petrowsky décrit des chlamydospores couleur cannelle, à paroi épaisse, situées dans l'enveloppe d'une cellule polygonale, qui s'isolent de la membrane et s'arrondissent, germent sur jus de fruit en donnant le *P. glaucum*.

Lœw, en 1869, étudie le développement du pied fructifère.

De Seynes (1886, p. 43) dit que les spores de formation basipète sont encore réunies, après leur production, par des étranglements correspondant à la région d'un filament primitif dans laquelle la membrane de la spore ne serait point soudée à la membrane du filament.

En 1838, Turpin disait déjà avoir vu des globules de levure de bière se transformer en *P. glaucum*. Mais l'ère du polymorphisme s'ouvre véritablement après les premiers travaux de Tulasne, à partir de 1850. Nous avons longuement insisté, dans l'historique placé au début de ce travail, sur les observations, il vaudrait mieux dire les idées, de Bail, Berkeley, Hoffmann avec son « *Dunströhre zur Reincultur* », Pouchet, Joly et Musset, Carnoy, Coccardas, etc.; nous n'y reviendrons pas.

M. Van Tieghem, en 1868, constate que cette moisissure végétant dans une solution tannique, transforme le tanin en acide gallique (fermentation gallique), sans pour cela prendre de forme levure.

Lœw (1867) nie qu'il existe des rapports entre Penicillium et Dematium. Signalons aussi ce fait, que Tulasne admettait une liaison génétique entre Penicillium et Aspergillus : « Huc adde id Penicillii quandoque formam videri diminutam Aspergilli glauci. » (Carp., II, p. 63, note 2, et p. 227.)

Les périthèces, entrevus d'abord par Léveillé en 1840, ont été soigneusement décrits par M. O. Brefeld dans son beau travail sur le *P. glaucum*, 1874 (B. U. u. S. 2). Il observe que leur formation s'effectue dans la profondeur du substratum et montre que leur production a lieu à l'abri de l'air, tandis que celle des conidies est entravée dans ces conditions. Pour les obtenir, il applique une tranche de pain du côté ensemencé sur une plaque de verre. Il attribue une origine sexuelle à ces organes; leur formation débute par deux courtes spires enroulées, qui sont pour lui un ascogone et un pollinode, puis il se fait une cortication abondante aux dépens des nombreuses branches stériles qui naissent du mycelium, supportant les

rameaux sexuels. L'ascogone, lui-même, se ramifie bientôt à l'intérieur du tissu stérile qui épaissit ses cellules : C'est la phase *Sclerotium*. Après un temps de repos et dans une atmosphère humide, le corpogone fournit des branches qui se glissent dans les cavités que laisse le tissu environnant, qui se résorbe d'ailleurs au fur et à mesure du développement de ces branches ; celles-ci émettent des renflements qui deviennent les asques. Le tissu stérile est en ce moment résorbé en majeure partie, ne laissant plus subsister qu'une membrane extérieure de deux ou trois couches de cellules. Enfin, les parois des asques disparaissent elles-mêmes; la membrane externe se fendille et les spores sont mises en liberté. Brefeld conclut de son étude que le Penicillium est très voisin des Tubéracées et Elaphomyces, et que, vraisemblablement, la station normale de ce champignon (perithèce) doit être hypogée.

M. Van Tieghem le place parmi les Périsporiées (Perisporiacées). Dans la classification adoptée par Fischer, dans *Pflanzenfamilien*, ils sont séparés des Perisporiales qui, dans cette classification, rentrent dans l'accolade des Pyrénomycètes, et constituent un groupe séparé, celui des Plectascinées, placé entre les Pyrénomycètes, d'une part, et les Tubérinées d'autre part.

M. Guégen (1898-99) a consacré récemment une importante étude au *Penicillium glaucum*. Celui-ci constitue, d'après l'auteur, la majorité des éléments mycéliens des solutions, et les Hormodendron qu'on y rencontre fréquemment n'en sont peut-être que des états évolutifs. Nous avons, à peu près simultanément, émis des idées se rapprochant de celles de ce botaniste, et signalé la production de formes dematioïdes aux dépens du Penicillium. M. Guégen ramène, en outre, à cette espèce plusieurs formes qui avait été décrites comme espèces distinctes; il décrit des sclérotes à chlamydospores et observe des périthèces un peu différents de ceux de Brefeld, de situation superficielle et de taille plus petite. Il signale quelques particularités de leur développement.

Nos observations personnelles sur le *P. glaucum* datent du début de nos recherches. Nous avons été amené à étudier quelle était l'influence de substances toxiques sur ce champignon en présence de matériaux nutritifs, ce qui nous a conduit à l'étude des organismes mycéliens des solutions. Utilisant les données acquises, nous avons pu constituer des milieux très anormaux qui nous ont permis d'observer des déformations intéressantes de ce végétal.

On connaît déjà un bon nombre d'espèces de champignons inférieurs végétant dans des milieux qui semblent peu compatibles avec la vie ; c'est ainsi que l'on en a trouvé dans un grand nombre de sels d'alcaloïdes, dans la picrotoxine, le chromate de plomb qui sert à la conservation des cadavres, l'acide picrique, les solutions arsenicales (l'*Hygrocrocis arsenicus* de M. Marchand), des solutions concentrées de sulfate de cuivre, neutralisées par l'ammoniaque et servant à l'immersion de plaques gélatinées employées en photogravure (R. Dubois, *C. R.*, 1890), dans de l'eau phéniquée à 2/100 (Barnouvin).

Nous avons encore constaté le développement de moisissures et particulièrement de Penicillium, sur de la gélatine que l'on avait cru rendre antiseptique par de l'acide salicylique, dans des solutions faibles d'acide chlorhydrique ou sulfurique, dans une solution à $\frac{20}{1000}$ d'acide chlorhydrique où avaient macéré des fragments de pancréas. M. Trabut[1] (1895) signale une végétation abondante de *P. glaucum*, vivant dans des conditions particulières sur solution concentrée de sulfate de cuivre. Nous avons signalé nous-même, à propos de l'*A. variabilis*, la puissance de résistance qu'offrent beaucoup de moisissures à d'énormes concentrations.

Tous ces exemples, dont on pourrait allonger beaucoup la

[1] Sur un Penicillium végétant dans des solutions concentrées de sulfate de cuivre (*Bull. de la Soc. bot. de France*, 3e série, t. II, p. 33, 1895).

liste, montrent combien il faut être prudent dans le choix de stérilisants ou désinfectants, puisque certains organismes inférieurs présentent une remarquable force de résistance aux agents, considérés trop facilement comme parasiticides généraux.

Depuis nos recherches, M. Stevens (1898) et M. Guégen (1898-1899) ont constaté que parmi ces organismes, le *P. glaucum* présente, plus que tout autre, cette faculté de résistance aux poisons.

Le cas sur lequel nous appelons ici l'attention est celui d'une végétation abondante de deux champignons dans une solution aqueuse contenant :

| | |
|---|---|
| Sulfate de cuivre . . . . . | 34/1000 |
| Sel de Seignette . . . . . | 200/1000 |

Ces deux champignons sont, d'une part le *Penicillium glaucum*, auquel la propriété de se feutrer en stroma à la surface du substratum a valu aussi le nom de *P. crustaceum* ; d'autre part un Sterigmatocystis mêlé intimement à ce Penicillium, d'abord rare, puis finissant par le supplanter presque complètement.

M. Trabut[1] a signalé récemment la présence du Penicillium dans des solutions concentrées de sulfate de cuivre. Ayant fait préparer, pour sulfater des semences de blé, une solution de sulfate de cuivre à 2 o/o, dans laquelle des blés charbonnés étaient immergés, il vit se produire, au bout de quelques jours, un mycelium vigoureux, allant du fond du vase à la surface, puis sur les rameaux aériens blancs apparaître des spores constituant des îlots d'un rose terne. Ce champignon différait du *Penicillium glaucum* seulement par la couleur des spores, et M. Trabut le désigne provisoirement sous le nom de *Penicillium glaucum*. Cet auteur parvint à faire végéter ce champignon dans des solutions contenant 3, 4,

[1] *Loc. cit.*

5, 6, 7, 8, 9 et 9 1/4 pour 100 de sulfate de cuivre, solutions où l'on avait préalablement fait macérer une poignée de blé.

M. de Seynes[1] en ensemençant le *Penicillum cupricum* de M. Trabut, dans des tubes stérilisés contenant du jus de citron concentré, vit se produire un mycélium blanc, mais portant des spores de couleur verte, établissant ainsi que le *P. cupricum* n'est autre que la moisissure très vulgaire nommée *P. glaucum*. Nous avons reproduit cette expérience le plus facilement du monde, en faisant sur divers substratum des ensemencements du champignon développé dans notre solution de sulfate de cuivre, ensemencements qui ont toujours fourni sur pomme de terre, gélatine, gélose, etc., etc., une belle végétation avec les conidies de la couleur vert glauque habituelle du *Penicillium glaucum*.

Nous l'avons également cultivé dans des solutions de sel de seignette (tartrate double de potasse et de soude), sel qui accompagnait le sulfate de cuivre dans notre solution et dans une solution d'acide tartrique 200/1000.

Dans les deux cas, la partie ensemencée s'enfonçait dans le liquide, puis, après quelques jours, émettait des filaments serrés et rayonnant autour de la portion primitive, formant bientôt une masse floconneuse occupant tout le fond du vase. Cette partie était formée exclusivement par un mycélium ramifié, très mince et à cloisons peu apparentes, sans conidies. Le mycélium du *Penicillium glaucum* peut donc s'accommoder facilement d'une vie submergée, mais il ne donne pas d'organes reproducteurs dans cette situation. Au bout de plusieurs semaines, on voit apparaître à la surface du liquide une ombre légère due à la présence de filaments fructifères; plus tard se forment les appareils fructifères aériens, très abondants sur le sel de Seignette et d'un vert très accentué, tandis que le mycélium submergé présente une teinte rouge rouille, teinte que

[1] J. de Seynes, Résultat de la culture du *Penicillium cupricum*, Trabut (*Bul. Soc. bot. de France*, 3e série, t. II, pp. 451 et 482, 1895).

nous avons observée aussi chez le mycelium de l'*A. variabilis* végétant dans la solution d'acide tartrique ou chez le Penicillium lui-même, croissant dans des solutions faibles d'acide sulfurique.

Nous signalerons une anomalie que nous avons observée plusieurs fois dans des cultures de *Penicillium glaucum*, en gouttelettes suspendues dans des cellules Van Tieghem, dans l'eau de levure à 10/1000.

Normalement, les filaments fertiles qui sont dressés donnent naissance latéralement à des branches qui se produisent de bas en haut ; les branches primaires, secondaires et tertiaires, de plus en plus courtes, se terminent chacune par un chapelet de spores, et l'ensemble de ces branches ultimes se rassemble en une sorte de pinceau surmontant le filament principal. Nous avons vu chez certains individus les branches de premier, deuxième ou troisième ordre s'allonger en filaments remplaçant les chapelets de conidies, tandis que, sur le même pied, des branches de même ordre se développaient normalement (fig. 24). Il se produit ici un véritable avortement des branches conidifères, qui s'allongent sans se cloisonner en spores. D'autres fois, les chapelets de conidies étaient développés, mais la dernière, ou encore une conidie de la partie inférieure du chapelet, s'allongeait en filament présentant parfois des commencements de ramifications. Dans le cas où l'allongement se produit dans une spore de la base du chapelet, celles des spores placées au-dessus sont déjetées sur le côté (fig. 25). Nous avons vu que ce changement d'état des spores ou des stérigmates se produit régulièrement chez l'*Aspergillus variabilis*, qui passe ainsi à l'état stérile par une adaptation à la vie submergée. Il doit se produire un phénomène analogue pour le *Penicillium glaucum*, mais il se produit plus rarement ; nous n'en avons pas fait d'ailleurs d'étude approfondie.

Il est évident que c'est grâce à la présence du sel de seignette que peut végéter le champignon dans une solution contenant une dose relativement forte de sulfate de cuivre, qui, s'il était seul, le tuerait.

Nous avons recherché quel était le rôle du sel de seignette ou de l'acide tartrique (qui se comporte dans ce cas comme ce dernier corps), sur la variabilité de l'action du sulfate de cuivre.

M. Sauvageau (1894) a attiré l'attention sur cette question à propos de l'action du sulfate de cuivre sur l'*Isaria farinosa* en présence de l'acide tartrique. Il a remarqué que, vis-à-vis de ce dernier sel, le sulfate de cuivre devient environ quarante fois moins toxique. L'acide tartrique agit-il comme substance nutritive, en donnant au végétal plus de force pour résister à l'action du sel de cuivre, ou a-t-il une autre action capable de neutraliser celle du poison[1] ?

[1] M. Maillard a trouvé que le sulfate d'ammoniaque, en certaines proportions, diminue le pouvoir toxique du sulfate de cuivre vis-à-vis du Penicillium.

M. Stevens a constaté que la bouillie bordelaise renferme bien plus de cuivre qu'il n'en faudrait pour produire le même effet s'il était dissocié en ses ions simples.

Rappelons ce qu'est la théorie de la Dissociation hydrolytique, due à Svante Arrhenius, 1887 (*Journal de physique*, 1888, p. 178), dissociation d'ailleurs purement hypothétique et non admise par tous les auteurs. Les corps dissociables sont ceux que le courant électrique décompose : ils sont *électrolytes*.

Sous l'influence du courant, ils se divisent (électrolyse) en groupements ou *ions* qui apparaissent libres sur les *électrodes*. Celui qui se rend à l'électrode négatif ou *cathode* est le *cathion* ou radical-électro-positif ; celui qui va à l'électrode positif ou *anode* est l'*anion* ou radical-électro-négatif.

Le transport de l'électricité paraît lié au déplacement des ions. Or, dans une solution, on constate que la conductibilité électrique augmente avec la dissolution, d'où l'on peut conclure qu'il y a de nouvelles molécules dissociées en ions. Arrhénius admet cette hypothèse, que l'eau dissocie les électrolytes en leurs ions ; ces ions sont libres dans le liquide, à côté de molécules, qui ont pu demeurer intactes et dont le nombre diminue à mesure que s'accroît la dilution.

Les propriétés physiques, chimiques et physiologiques de ces ions sont bien distinctes de celles des molécules, et les propriétés d'une solution saline sont la résultante des propriétés des deux sortes de ions.

Pour élucider ce problème, nous avons recherché la dose limite inférieure du sel de cuivre permettant la germination dans l'eau ordinaire, puis la dose limite supérieure permettant la germination dans une solution à laquelle nous avions ajouté du sel de Seignette ou de l'acide tartrique en quantité déterminée, soit 1 gramme pour 1000. Divisant la dose limite supérieure par la dose limite inférieure, on savait combien de fois 1 gramme de sel de Seignette ou d'acide tartrique rendait le cuivre, moins toxique.

Dans une seconde série d'expériences, nous avons remplacé ces corps par des substances nutritives plus ou moins complètes, ne les contenant pas. Si le Penicillium germait encore dans ces conditions, c'est que ces substances purement nutritives auraient le même effet que nos deux sels précédemment expérimentés. Dans ce cas, leur rôle nutritif serait établi, sinon il faudrait chercher ailleurs l'explication de leur action vis-à-vis du sulfate de cuivre.

Pour rechercher la dose limite inférieure de sulfate de cuivre permettant la germination du *P. glaucum*, nous avons fait une

Revenons au travail de M. Stevens. Il indique dans un tableau un certain nombre de corps non toxiques. Il conclut de leur non toxicité que ni leurs molécules ni leurs ions ne sont toxiques. Donc, quand un de ces ions reconnus inactifs sera combiné à un autre ion, pour donner une combinaison toxique, ce sera nécessairement le ion introduit qui mesurera la toxicité du composé. Cette théorie est ingénieuse, mais pour quelques faits qui cadrent avec elle, beaucoup sont en désaccord; de plus, elle est toute basée sur l'existence d'une dissociation hydrolytique, qui, nous l'avons dit, est loin d'être prouvée, et qui contrevient aux données de la thermochimie (Reychler, *les Théories physico-chimiques*, Paris, 1897, p. 220, *Bull. Soc. chim.*, 1892, t. II, p. 812). Une utilisation pratique de ces données est peut-être un peu prématurée. Nous nous rangeons volontiers à l'avis de M. Guegen (analyse de l'ouvrage de M. Stevens, *Bull. Soc. myc. de Fr.*, 1899, p. 134), qui pense qu'il est plus rationnel d'admettre que chaque composé est toxique par une qualité qui lui est propre, qui peut dépendre dans une certaine mesure de la nature des composants, mais ne semble point obéir à une loi fixe.

série d'ensemencements de ce champignon provenant d'une culture pure bien développée sur pomme de terre, dans des gouttelettes suspendues en cellules Van Tieghem. Ces gouttelettes ayant la composition suivante :

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Sulfate de cuivre . . | 0,10 | 0.20 | 0,30 | 0,40 | 0,50 | 0,60 |
| Eau ordinaire . . . | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 |

Une expérience témoin, avec de l'eau pure, permettait de constater le retard qu'apportait le sulfate de cuivre à la germination des spores.

Après quelques heures, dans l'eau ordinaire, les spores, après avoir doublé de volume, avaient produit un ou deux tubes de germination ; elles s'étaient comportées à peu près de même dans la solution à $\frac{0,10}{1000}$ ; le retard était faible dans les solutions à 0,20 et 0,30 pour 1000, mais beaucoup plus accentué à partir de 0,40, où ne germent qu'un nombre de spores de plus en plus restreint : elles émettent alors des tubes germinatifs qui demeurent courts ; enfin, dans la solution à 0,50 ne se produisaient à peu près plus de germinations. La dose limite inférieure est donc $\frac{0,50}{1000}$ ou un peu supérieure[1].

Nous avons recommencé une série d'ensemencements en ajoutant cette fois aux solutions de sulfate de cuivre 1 gramme pour 1000 de sel de Seignette, et nous avons recherché à quelle dose limite de sulfate de cuivre s'arrêterait la germination des spores dans ces conditions nouvelles. Nous avons pris comme point de départ une solution de sulfate de cuivre à 0,50 qui,

[1] Ce chiffre ne s'accorde point avec celui de 1/1000 que donne M. Guégen (1898-1899). Cela doit tenir à ce que nous n'avons pas observé les cultures après une période de temps dépassant six à sept jours, et à ce que l'atmosphère des cellules est confinée, celles-ci étant hermétiquement closes.

Ceci n'a d'ailleurs pas grande importance, puisque nous comparerons des résultats obtenus dans des conditions semblables.

en l'absence de sel de Seignette, n'aurait pas permis la germination des spores; puis nous avons augmenté, peu à peu, la quantité de cuivre dans les solutions suivantes :

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sulfate de cuiv. | 0,50 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 |
| Sel de Seignette | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Eau . . . . | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 |

Agissant comparativement toujours avec un ensemencement dans l'eau ordinaire, nous avons trouvé que la dose limite était un peu supérieure à deux. L'acide tartrique donne des résultats très voisins.

En divisant la dose limite supérieure ainsi obtenue par la dose limite inférieure, nous voyons que la présence de 1 gramme d'acide tartrique ou de sel de Seignette a rendu le cuivre environ $\frac{2}{0,5}$ ou quatre fois moins toxique.

Or, M. Trabut, dans l'observation que nous citions plus haut, a constaté une forte végétation de ce champignon dans des solutions à 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 et 9 1/2 pour 100 d'eau, mais alors la solution était rendue nutritive par la macération pendant vingt-quatre heures d'une poignée de blé. M. de Seynes, de son côté, a fait des cultures dans des solutions à 2 1/2, 5 et 9 1/2 pour 100 d'eau provenant d'une décoction d'orge; il est vrai que le champignon se développait assez mal surtout dans la solution à 9 1/2. M. de Seynes attribue la différence qui se manifeste entre ses résultats et ceux de M. Trabut au fait que le sulfate de cuivre dont se servait ce dernier, destiné au sulfatage des blés, devait contenir des impuretés diminuant d'autant la teneur en cuivre, tandis que le sel dont il se servait était un produit de laboratoire parfaitement pur.

Toujours est-il que ces observations montrent que les substances nutritives provenant de la macération ou de la décoction de l'orge ou du blé ont, comme l'acide tartrique et le sel de Seignette, la propriété d'atténuer l'action du sulfate de cuivre. Il faut donc attribuer le rôle de ces deux substances,

dans le cas qui nous occupe, à leur valeur nutritive; seulement, ces produits de macération constituant des aliments plus abondants et plus complets, permettent au Penicillium de résister à une quantité encore bien plus grande de sulfate de cuivre.

De plus, cette propriété d'atténuation de la toxicité du cuivre augmente proportionnellement (jusqu'à une certaine concentration) à la quantité de substance nutritive employée. Nous avons fait une autre série de cultures en cellule en augmentant d'une unité les doses d'acide tartrique, tandis que nous accroissions celles de sulfate de cuivre. Soit les doses suivantes :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Sulfate de cuivre . . . . . | 2 | 4 | 6 |
| Acide tartrique. . . . . | 1 | 2 | 3 |
| Eau . . . . . | 1000 | 1000 | 1000 |

Tandis qu'avec 1 gramme d'acide tartrique les germinations s'arrêtaient vers 2/1000 de sulfate, elles se produisaient ici abondamment dans les solutions à 4, 6 de cuivre. Nous avons vu plus haut que nous avions eu une végétation extrêmement abondante, surtout quant à l'appareil mycélien, dans notre solution à 34/1000 de sulfate de cuivre avec 200/1000 de sel de Seignette.

On peut facilement aussi se rendre compte de l'importance de la qualité de la substance nutritive que l'on oppose à l'action du poison. L'acide tartrique ne constitue pas pour le Penicillium un aliment très favorable, et l'on pourrait faire affronter au champignon des doses beaucoup plus grandes de cuivre en lui fournissant une substance plus nutritive. Cette différence se constate déjà, si l'on ajoute à l'acide organique de l'azotate d'ammoniaque soit :

| | |
|---|---|
| Sulfate de cuivre. . . . . | 6 |
| Acide tartrique . . . . . | 1 |
| Azotate d'ammoniaque. . . . . | 1 |
| Eau . . . . . | 1000 |

Cette solution avait permis des germinations assez nombreuses dès le deuxième jour.

Nous avons obtenu des germinations assez rapides dans bouillon de viande 1000, additionné de sulfate de cuivre 10.

*En résumé* l'action du sulfate de cuivre, et probablement de beaucoup d'autres substances toxiques, varie, vis-à-vis des champignons, en s'atténuant proportionnellement à la quantité et à la qualité des substances nutritives qui l'accompagnent.

L'importance de cette faculté d'atténuation est variable encore suivant les espèces de champignons.

Ce fait doit être considéré dans la pratique : il faut se mettre en garde, dans le traitement des maladies des plantes par le sulfate de cuivre, contre l'apport, d'une façon quelconque, de substances nutritives capables d'atténuer ou d'annihiler le bon effet des solutions de cuivre.

Nous avons vérifié pour les autres espèces étudiées dans ce travail, que ce fait d'atténuation existe. Nous avons fait des cultures dans des solutions d'antiseptiques divers additionnées de substances nutritives, les doses employées étant de celles qui tuent le champignon, lorsque le poison est seul.

Dans la même solution concentrée et mixte de sulfate de cuivre et de sel de Seignette, se trouvait, intimement mêlé au Penicillium, un Sterigmatocystis. La présence de cet organisme dans un tel milieu est intéressante, car s'il est démontré que le *P. glaucum* peut, entre toutes les moisissures, résister aux influences toxiques ; le fait a été moins observé pour d'autres espèces. Ce Sterigmatocystis était apparu, à l'origine, sous forme de deux petites taches, jaune vert très pâle, à la surface du stroma formé par le Penicillium ; il se développa assez rapidement. Des spores ayant germé dans le liquide environnant, donnèrent de nombreux îlots qui arrivaient à se réunir. Après deux mois il avait supplanté presque complètement le Penicillium[1].

[1] Il est vrai que le Penicillium lui-même, par sa végétation, ses sécrétions (?), avait pu modifier le milieu.

Voici quels sont les caractères microscopiques de ce petit Sterigmatocystis : Filaments mycéliens très minces, ramifiés, cloisonnés, plongeant profondément dans la solution. Filaments fertiles, dressés, simples, non cloisonnés, de 650 μ de long. max., sur 3 μ 5 de larg. Vésicule terminale de forme allongée, 14 μ long. Basides 3 μ 33, supportant 3 à 4 stigmates de 6 μ 7 de long., chacun se terminant par un chapelet de conidies mesurant 3 μ de diamètre ; elles sont échinulées et d'un jaune pâle.

Ce petit Sterigmatocystis rentre dans la catégorie de ceux, assez peu nombreux, qui possèdent des basides plus courtes que les stérigmates. Nous n'avons pu l'identifier à aucune des espèces décrites dans le *Sylloge* de Saccardo.

Il offrait assez fréquemment les proliférations décrites par nous chez l'*A. variabilis*.

### Le Penicillium glaucum et les champignons des solutions.

Nous avons vu comment un Aspergillus (*A. variabilis*) pouvait s'adapter à une vie complètement submergée, en devenant stérile et prenant l'aspect mycélien. Il peut végéter facilement dans cette situation. Etant donnée la grande diffusion du Penicillium, sa faculté de vivre dans les milieux les plus insolites, on peut penser que lui, plus que tout autre, doit constituer les masses fongiques mycéliennes des solutions, que l'on a quelquefois attribuées aux Algues, et qu'Agarth (1824), qui en décrivait neuf espèces, désignait sous le nom d'*Hygrocrocis*.

Ces Hygrocrocis constituent au sein de diverses solutions des masses d'apparence lactescente, formant bientôt des flocons plus ou moins denses, capables d'envahir la totalité du récipient. Elles sont constituées par des filaments mycéliens enchevêtrés, qui, en certains points, lorsque la culture vieillit, prennent une teinte foncée brune, noire, verdâtre, rougeâtre, etc.,

suivant la solution dans laquelle le champignon se développe (fig. 19.)

Fig. 19 — Hygrocrocis végétant dans une solution faible d'acide sulfurique. Forme Dematium. — *a*, Extrémités de filaments fertiles vues à un plus fort grossissement pour montrer le mode d'insertion des conidies. (Gross. 220.)

Nous avons étudié ces masses fongiques dans des solutions d'acide chlorhydrique à 10/1000 et d'acide sulfurique à 10/1000 où avaient macéré des filaments d'Algues; dans des solutions composées de :

| | | |
|---|---|---|
| Sulfate de cuivre. . . . . | 1 | pour 1000 eau |
| Acide tartrique . . . . . | 1 | |

Le développement du champignon était surtout net dans la solution d'acide sulfurique : il y formait des touffes submergées, d'abord hyalines, se réunissant en masses de formes irrégulières au sein desquelles se dessinaient, dans les cultures plus âgées, des formations en boule d'un vert noirâtre, plusieurs étant accotées aux parois du récipient.

Les filaments rayonnant en sont d'aspect plus ou moins toruleux, présentant des alternances de dilatations et d'étranglements, surtout vers le centre de la masse. Ces filaments renferment fréquemment des gouttelettes très réfringentes d'une substance huileuse ; puis on voit quelquefois sur leur parcours, ou plus souvent à leur extrémité, et en naissant directement, de petits corps oviformes, hyalins, qui ont les rapports avec la plante et l'aspect de spores exogènes. Ces conidies ont de 2 à 3 $\mu$ de longueur.

A quelle espèce rapporter ces végétations si peu caractérisées? Constituent-elles bien des entités spécifiques?

Les expériences que nous avons faites nous poussent fortement à admettre que, dans un très grand nombre de cas, les végétations des solutions ne sont que des modifications stériles ou des formes évoluées dans une direction rétrograde, de champignons donnant à l'air des fructifications nettement définies, des Aspergillus, quelquefois des Mucor, mais surtout le *Penicillium glaucum*.

Dans le cas de la végétation sur acide sulfurique, nous constations, outre l'existence des masses fongiques submergées, la présence à la surface d'une couche bien fructifiée de *P. glaucum* la recouvrant incomplètement.

Nous avions observé de même, dans les cultures pures de l'*A. variabilis* sur divers milieux, un développement aérien à fructifications normales, parallèle à une végétation submergée, très modifiée et finalement stérile. On pouvait saisir dans le

cas du Penicillium la continuité des deux formations. Il est vrai que dans une culture en grand, comme celle que nous étudiions, l'observation pouvait induire en erreur.

En isolant avec le plus grand soin possible une portion du mycelium submergé, et en le cultivant sur d'autres milieux

FIG. 20.— Hygrocrocis végétant dans solution faible d'acide sulfurique. (GROSS. 320.)
*Penicillium glaucum* végétant dans une solution faible d'acide sulfurique. — (Oculaire 3 ; objectif 8, Verick.)

tels que pomme de terre, le substratum ne tardait pas à se recouvrir d'une couche de fructifications de *Penicillium glaucum*. Cependant ce procédé doit laisser des doutes, car le liquide contenant l'Hygrocrocis n'était point stérilisé et, de plus, fréquemment découvert à l'air sans précautions particulières; des spores de Penicillium avaient pu tomber à sa surface, et être transportées, au bout de l'aiguille de platine, sur la pomme de terre en même temps que le champignon aquicole, et là germer et se développer au point d'envahir toute la culture.

De plus, s'il y avait mélange de deux espèces, l'une le Penicillium superficiel, et l'autre, submergée, ce serait le premier qui s'adapterait le plus facilement au nouveau milieu, un développement aérien étant normal pour lui, tandis que l'Hygrocrocis serait vite étouffé.

Une expérience beaucoup plus probante est celle que nous avons faite en partant du Penicillium lui même. Nous avons dit comment cette moisissure peut résister à de fortes proportions de substances réputées toxiques, pourvu qu'elles soient en présence de matières suffisamment nutritives.

Utilisant cette donnée, nous avons fait des cultures en gouttelettes suspendues dans des cellules de Van Tieghem, gouttelettes ayant la composition suivante :

| | |
|---|---|
| Sulfate de cuivre . . . . . | 10 |
| Bouillon de viande. . . . . | 1000 |

Les spores y germent en assez grand nombre, mais le développement est ralenti. Après six jours de culture, nous avions cependant de longs filaments cloisonnés et ramifiés, portant au au bout de ramifications latérales, ou à leur extrémité, des petits corps arrondis ou plus souvent légèrement allongés, ressemblant beaucoup, comme disposition, nombre et dimensions, aux sortes de conidies que nous avons décrites à propos de l'Hygrocrocis. Cette disposition va s'accentuant par le fait de quelques générations successives du *Penicillium glaucum* dans ce milieu.

Nous reproduisons ainsi expérimentalement l'Hygrocrocis en partant du *Penicillium glaucum*. Nous n'avions pas, il est vrai, les filaments épaissis et vert noirâtre, remplis de gouttelettes huileuses de l'Hygrocrocis âgé; cela tient au peu de durée de l'expérience. Mais l'apparition, dans les deux cas, de conidies dont la disposition sur les filaments mycéliens et la forme constituent un stade *Dematium* de l'évolution du champignon, établit bien selon nous la relation des deux formes. On peut d'ailleurs observer parfois des formes de transition

telles que celles que nous figurons (fig. 21). Le passage paraît être beaucoup plus brusque pour le Penicillium que pour l'*A. variabilis*.

Nous avons pu examiner une végétation analogue, qui s'était développée dans une solution de :

| | | |
|---|---|---|
| Sulfate de cuivre. . . . . | 1 | pour 1000 d'eau |
| Acide tartrique . . . . . | 1 | |

Fig. 21. — Culture du *Penicillium glaucum* en gouttelettes suspendues dans des cellules Van Tieghem, constituées par la solution suivante : sulfate de cuivre 10, pour bouillon de viande 1000. — Passage à la forme Dematium. (Gross. 220.)

Au moment où nous l'avons examinée, la solution était âgée de plus de trois ans. Par le fait de cette ancienneté, le thalle du champignon présentait d'importantes modifications, et l'aspect bizarre dont les figures 22 et 23 relatent quelques-unes des particularités.

Nous avions au fond du flacon, de la contenance d'un litre et bien bouché, de gros nodules de 4, 5 ou 6 millimètres de diamètre, souvent reliés entre eux par des masses de filaments enchevêtrés, le tout d'une teinte noirâtre. Ces masses, disso-

ciées sous le microscope à dissection, se montraient constituées par un mycelium intriqué rappelant bien celui de l'Hygrocrocis précédent, mais extrêmement déformé. On y rencontre des filaments alternativement très ténus et renflés en boules, dont les parois sont brunes et plus épaisses que le reste du filament. Tandis que les parties minces et hyalines du filament ont de 1 à 1 1/2 μ de largeur, les parties renflées, sphériques

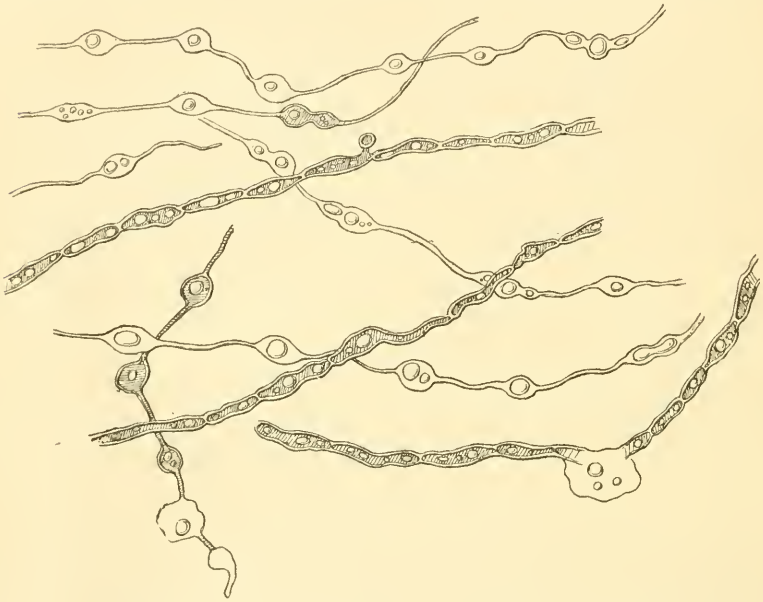


Fig. 22 — Végétation dans une solution très ancienne de sulfate de cuivre 1 et acide tartrique 1/1000 d'eau. (Gross. 360.)

ou oviformes, peuvent avoir 12 × 5 μ. D'autres filaments, dont la couleur est plus sombre que les précédents, sont constitués par des cellules volumineuses, à parois fortement épaissies et brunes, affectant les formes les plus irrégulières et les plus variables, se dilatant parfois en forme de cul-de-sac.

Tous ces filaments sont remplis de gouttelettes très réfringentes qui doivent être dues à une huile grasse. Elles se succèdent en chapelet dans les portions étranglées du filament et se

groupent dans les portions dilatées. Leurs dimensions sont variables ; si l'on chauffe la préparation, on peut les voir changer de forme ou se fusionner par groupes. Elles se colorent en brun noirâtre par l'acide osmique.

Nous ne retrouvons plus ici les conidies de la forme Dematium que nous avons signalées plus haut.

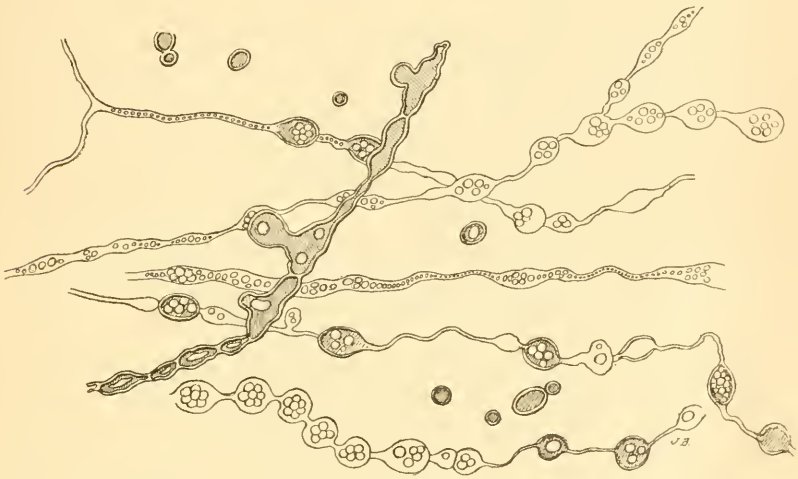


Fig. 23. — Végétation dans une solution très âgée de sulfate de cuivre 1, et acide tartrique 1/1000 eau. (Gross. 360.)

Il y a loin de cette végétation à la forme Penicillium dont elle dérive, et nous avons sous les yeux un exemple remarquable de polymorphisme, dû en grande partie au mode de vie submergée et anaérobie, et à la composition insolite du substratum.

Nous avons pu nous procurer également l'*Hygrocrocis arsenicus* Marchand (1883), qui est un *Hormodendron* assez net. M. Guegen pense que cette forme n'est très probablement qu'un des états évolutifs du *P. glaucum;* il a obtenu des formes de passage, mais pas plus que nous, pour les formes dématioïdes de cette espèce, il n'a pu observer d'une manière constante et irréfutable la continuité des deux organismes. Toutefois, les résultats que nous mentionnons apportent en-

core un appui au fait de la possibilité pour les Penicillium de donner des formes Dematium, car la parenté de ceux-ci et des Hormodendron a été souvent démontrée.

Nous savons, surtout par les recherches de M. Brefeld, que la forme Dematium est très répandue : plusieurs Ascomy-

Fig. 24. — Pied prolifère de *Penicillium glaucum*. Culture en cellule dans eau de levure à 10/1000. (Gross. 320.)

cètes peuvent donner, en germant, un thalle et des fructifications de Dematium. Il faut voir dans ce fait un cas du phénomène que M. Costantin désigne sous le nom de « convergence des formes conidiennes », en vertu duquel des espèces de champignons, fort différentes, peuvent présenter au cours de leur développement, s'effectuant dans des conditions normales ou dans des conditions expérimentales, des formes identiques ; par exemple, un stade Levure ou Dematium ou Cladosporium, etc., sans que l'on doive nécessairement ratta-

cher ces espèces les unes aux autres dans la classification actuelle.

Toutefois cette explication laisse toute latitude de penser que l'on peut avoir là une forme ancestrale commune, d'où se

Fig. 25. — Pied prolifère de *Penicillium glaucum*. Culture en cellule dans eau de levure à 10/1000. (Gross. 320.)

seraient détachées, en divergeant, plusieurs de nos espèces actuelles de champignons ; cette forme primitive étant susceptible de réapparaître dans le cours de l'ontogénie de certains d'entre eux, soit quand leur développement s'opère normalement, soit quand il s'effectue d'une façon anormale par suite de conditions spéciales favorisant l'atavisme.

Le *Penicillium glaucum* est susceptible de s'adapter à une

vie complètement submergée, subissant de ce fait des modifications importantes : généralement, il passe à une forme stérile et se maintient dans cet état, ses cellules se déformant et épaississant leur membrane ; quelquefois, il émet de petits bourgeonnements qui lui donnent un aspect rappelant abso-

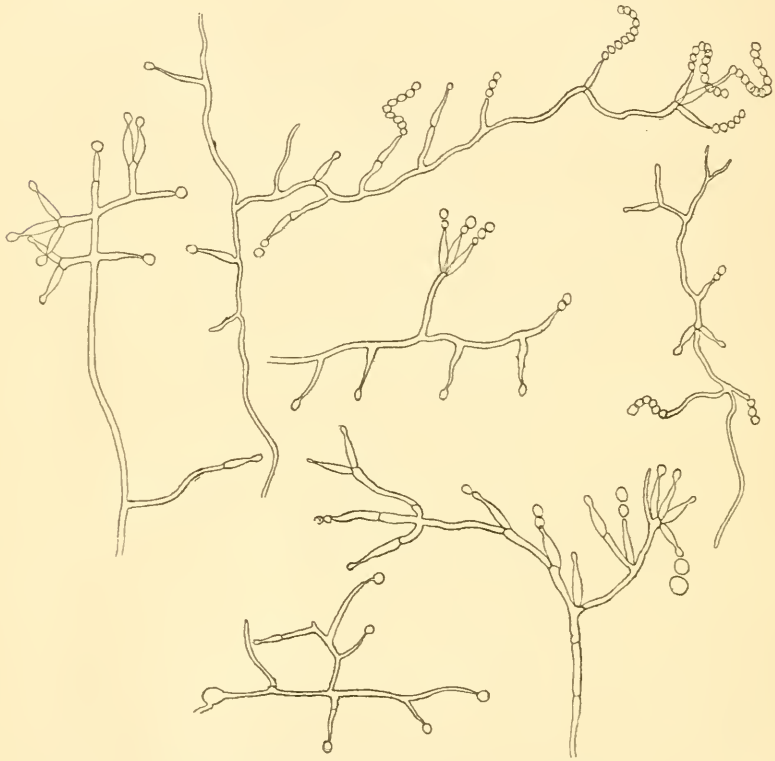


Fig. 26. — Végétation âgée du *Penicillium glaucum*. Culture en cellule dans l'eau ordinaire. Formes simples rappelant parfois les Acremonium et les Oospora. (Gross. 288.)

lument la forme Dematium. Dans tous les cas, il constitue une bonne part des masses fongiques qui se développent dans les solutions, et que l'on avait longtemps décrites comme entités spécifiques, sous le nom d'Hygrocrocis. Dans ces liquides, à côté de ces végétations dématioïdes provenant d'une

adaptation rapide du Penicillium normalement aérien à une vie submergée qui l'oblige au retour atavique à cette forme ancestrale, on pourra rencontrer des Dematium qui, s'étant constamment propagés en milieux liquides, se seront fixés et constitueront bien, eux, des espèces distinctes.

Nous avons vu que l'*Aspergillus variabilis* donne des formes analogues, ce qui ne peut beaucoup nous étonner étant donné l'étroite parenté de ces deux genres, et on peut émettre l'hypothèse que les formes Oospora, Penicillium, Aspergillus, Sterigmatocystis, sont des étapes de la complication d'espèces issues de Dematium, forcées de s'adapter à une vie aérienne, tandis que ces Dematium, continuant de végéter dans l'intérieur du liquide, se seraient maintenus dans leur forme ou compliqués en Hormodendron, Cladosporium et formes analogues.

---

## III

## *MUCOR SPINOSUS* Van Tieghem

Le *Mucor spinosus* van Tiegh. fait partie des champignons moisissures que l'on trouve fréquemment sur le pain humide, le crottin de cheval, etc. On l'a rencontré également sur de la cochenille broyée, du tourteau de colza, de la tourbe, etc. Nous avons trouvé les exemplaires que nous avons étudiés, sur un mur humide, où ils vivaient en compagnie d'une flore abondante de champignons.

Cette espèce a été signalée en premier lieu par Bonorden (1864, p. 109, pl. I) qui l'appela, à cause de sa couleur, *Mucor plumbeus*. Elle a été l'objet de quelques recherches ultérieures mais peu étendues.

M. Van Tieghem (1876, p. 60) en donne une diagnose précise, et tire la dénomination spécifique, *M. spinosus*, du fait que la columelle porte des prolongements épineux. De par la loi de priorité, cette espèce devrait porter le nom de *M. plumbeus ;* cependant, l'appellation nouvelle est beaucoup plus caractéristique, et doit à cet avantage d'avoir été adoptée par Schroeter (p. 205), Saccardo (1888, p. 191), Fischer (p. 203, fg. 30, *e)*, dans leurs ouvrages descriptifs, et par les autres auteurs.

Zopf (1881) avait décrit un *Mucor aspergilloides*, très curieux en ce qu'il semblait présenter à la fois les formes des deux genres auxquels le nom fait allusion ; mais Fischer (1892, p. 204), qui eut l'occasion de voir des préparations et

des dessins de ce soi-disant *Mucor aspergilloides*, ne doute pas que les prolongements que porte, quelquefois en très grand nombre, la moitié supérieure de la columelle, prolongements qui retiennent fréquemment les spores entre eux après la déhiscence, n'aient été pris par Zopf pour des stérigmates avec spores plus ou moins détachées. Le mucor en question n'est autre que le *M. spinosus*.

En 1884 (p. 203, pl. VII), M. Bainier étudie cette espèce et en obtient les Zygospores qui n'étaient point encore signalées. Elles se sont produites, en août, sur décoction alcoolique de poires et de pruneaux. Selon l'auteur, leur formation n'a pas lieu pendant l'hiver. Elles sont jaunes ou brunâtres et ont la membrane externe recouverte d'épaississements en forme de plaques dont chacune constitue à maturité une éminence pointue.

M. U. Gayon (1878. *Mém. Bord.*, 2e série, 11, fig. 10 12), observe chez ce champignon une forme levure sphérique dont l'existence est corrélative à la fermentation alcoolique. Elle se produit si le champignon végète sans oxygène libre dans un moût sucré. Elle agit sur ce moût comme le fait la levure de bière placée dans des circonstances semblables. On connaissait déjà cette propriété au mycelium du *Mucor racemosus* Fres., chez lequel Bail, qui le premier l'avait constatée, croyait à la transformation du Mucor en une levure véritable : un Saccharomyces (1861, p. 23).

M. Gayon constate encore cette propriété du *M. spinosus*, chez le *M. circinelloides*. On l'a retrouvée depuis chez le *M. tenuis* (Bainier, 1883, p. 353), le *M. erectus* (*id.*, 1884, p. 207), les *Mortierella reticulata* et *candelabrum* (Van Tieghem et Le Monnier), le *Mucor bifidus* (Brefeld), *M. ambiguus* (Vuillemin 1886), le Thamnidium (Brefeld, 1871 : Bachmann, 1895), etc.

Le *Mucor spinosus*, comme les Mucorinées en général, ne produit pas d'invertine et consomme simplement le saccharose. Le champignon végétant sur du sucre interverti, du glucose ou du lévulose, en l'absence de l'oxygène libre, les décompose

en alcool, acide carbonique, glycérine, acide succinique et autres produits accessoires. En présence de l'oxygène libre, le champignon consomme simplement le glucose.

On sait que le *Mucor circinelloides*, cultivé dans le moût de bière, provoque une fermentation alcoolique aussi active que la levure ordinaire, produisant une bière ayant une saveur de prune; le *M. spinosus* est beaucoup moins actif à ce point de vue et donne, dans un moût sucré, seulement 1,5 à 2, pour 1000 d'alcool, quand le *M. circinelloides* en donne 5,5 pour 1000 (Gayon, 1878, *C. R.)*

M. Bainier (1884, pl. VII) dessine quelques éléments de ce « ferment sphérique ».

Voici la diagnose de cette espèce d'après M. Van Tieghem (1876, p. 391) et les auteurs précités : Mycelium rampant, remarquable par le nombre de chlamydospores qui s'y produisent; pieds sporangifères en tapis très serré, ayant de 5 millimètres à 1 centimètre de hauteur, irrégulièrement ramifiés, se terminant par des sporanges brun chocolat. Les tubes sporangifères sont incolores, lisses, souvent renflés vers le haut, columelle sans apophyse, brune de = 22 — 85 $\mu$ hauteur sur 8—65 $\mu$ longueur; elle porte au sommet un nombre variable de petits prolongements en doigts de gant, pointus, épineux, généralement très courts. La membrane du sporange, diffluente à maturité, est incrustée d'oxalate de chaux. Spores globuleuses, brunes, 4 — 6 $\mu$ (Van Tieghem), 5 — 8 ou 9 $\mu$ (in Fischer), lisses ou hérissées de petits granules noirs qui sont les granules calcaires de la membrane du sporange demeurées adhérentes aux spores périphériques. Zygospores globuleuses à exospore jaune brun. — Peut présenter une forme levure.

Comme pour l'*Aspergillus variabilis*, notre but a été, en étudiant cette espèce, de voir comment agit le milieu pour provoquer l'apparition de telle ou telle forme, de déterminer dans quelle mesure il peut les faire varier. Le choix n'en a pas été prémédité; cette espèce a été prise au hasard, parmi celles qui s'offraient à nous.

**Sporanges.**

Voyons d'abord quelle est la *température* la plus convenable au développement et à la maturation des sporanges.

Le champignon, ensemencé sur liquide de Raulin dans des matras d'Erlenmeyer, n'avait donné qu'une faible germination de ses spores vers 6 ou 7 degrés centigrades et n'avait pas encore produit de sporanges après dix jours; enfin, à partir d'une vingtaine de degrés, jusqu'à 30-32 degrés, le développement s'effectuait en un jour, l'optimum était réalisé vers 25-30 degrés.

A 35 degrés, le développement se trouvait notoirement ralenti et gêné, mais il se produisait encore faiblement à 40 degrés.

Si nous faisons des cultures aux températures favorables de 20 à 30 degrés, nous constatons que le développement de la plante est intimement lié à la qualité et à la quantité des substances qui entrent dans le substratum, à sa constitution physique ou, d'une façon plus précise, à la pression osmotique de ce milieu.

Influence de l'air sur la formation des sporanges. — Comme l'a déjà montré Klebs pour le *Mucor racemosus*, la première condition pour que s'effectue la formation des sporanges est que le développement se poursuive à l'air libre. Nous avons cependant fréquemment observé des cas de végétations de pieds sporangifères à l'intérieur de liquide, mais alors ils subissent d'importantes déformations. Cela se produit surtout lorsque des sporanges, normalement formés à l'air, se trouvent submergés pour une cause quelconque, avant leur complète maturation. A partir de ce moment le développement se poursuit, mais en déviant de la ligne normale.

Ainsi, dans des cultures sur peptone $\frac{2}{100}$, additionnées

d'alcool à 90 degrés $\frac{1}{100}$, il se forme en quelques jours un

Fig. 27. — *Mucor spinosus*. Culture en cellule dans la liqueur de Raulin. (Gross. 212.)

stroma très compact, de couleur brune, qui émet bientôt des filaments fructifères courts et larges. Puis, en vertu de l'ac-

croissement de son poids, la masse se submerge bientôt, le mycelium continue de croître et finit par envelopper les fructifications anciennes. Si l'on soumet à l'examen microscopique une partie de la masse submergée, on reconnaît les fructifications anciennes qui étaient déjà mûres au moment de l'immersion. Quant aux sporanges qui se trouvaient à ce moment en état de formation, ils ont été gênés dans leur développement : il s'est formé une columelle rudimentaire, et la masse protoplasmique sporigène ne s'est divisée qu'en un petit nombre de spores atteignant de fortes dimensions, le volume du sporange n'ayant pas sensiblement varié. Fréquemment, la columelle disparaît. Le sporange ne contient plus que deux ou une seule masse (fig. 28, *e*, *c*, *d)* entourées d'une membrane propre et renfermées dans l'enveloppe sporangiale. Enfin, dans quelques cas, le sporange reste à l'état imparfait.

Nous avons observé des modifications analogues dans des cellules sur liquide de Raulin stérilisé à 120 degrés. Dans ce milieu se produit, comme nous le dirons plus loin, une végétation fructifère abondante et, bientôt, un développement considérable de la partie submergée du champignon, qui a pris la forme de levure. On peut voir dans ces cultures des filaments produisant, en même temps que des cellules sphériques de levure, des masses énormes pouvant avoir de 80 à 90 $\mu$ de diamètre. Nous avons rencontré quelquefois dans le liquide quelques-unes des spores produites suivant le processus que nous venons d'indiquer, donnant naissance à un appendice rempli comme elle d'un protoplasma très dense (fig. 28, *i*, *j)*. Mais, en général, elles germent en produisant un filament bientôt cloisonné, et dont les éléments s'arrondissent et se dissocient pour constituer la levure sphérique. Des faits semblables se produisent sur jus d'orange (fig. 28 et 29).

On peut encore mettre en évidence le rôle utile de l'air dans la formation des sporanges au moyen d'une expérience très simple. Soit un matras d'Erlenmeyer contenant du liquide de Raulin stérilisé à 120 degrés et ensemencé avec le Mucor ; on

le bouche au moyen d'un tampon d'ouate très serré : la germination est d'abord retardée, puis le développement est gêné. Après quelques jours, on place le flacon au-dessus d'une sou-

Fig. 28. — *Mucor spinosus*. Culture sur liqueur de Raulin en matras d'Erlenmayer. (Gross. *a* et *b*, 132.)

coupe, contre laquelle on le frappe, assez légèrement pour qu'il s'y pratique une simple fente, le liquide s'échappe alors lentement et l'équilibre de niveau s'établit dans les deux récipients.

Ce système avait été préalablement recouvert d'une assez grande cloche afin de le garantir contre les poussières. En très peu de temps le liquide de la soucoupe se recouvre d'une végétation touffue du mucor, dont la hauteur dépasse bientôt de beaucoup celle de la culture qui s'effectue dans l'intérieur du matras, et, cependant, le milieu nutritif y était évidemment moins riche [1]. Cette différence est due à l'aération du second milieu, favorable au développement des pieds fructifères, tandis que l'atmosphère restait confinée dans la fiole d'Erlenmeyer. Les deux végétations étant situées côte à côte, la différence de l'intensité de leur développement est tout à fait tangible.

Sur liquide de Raulin stérilisé, puis ensemencé et recouvert d'une couche d'huile, il se forme une abondante végétation submergée avec production de la forme levure, mais pas de sporanges. Sur pomme de terre arrosée de liquide de Raulin, et immergée de la même façon, il se fait un développement mycélien important : les extrémités des filaments sont souvent cloisonnées, et les cellules ont une tendance à s'arrondir, prenant la forme d'un ferment sphérique, mais il ne se produit pas non plus de sporanges ; s'il existe quelques portions émergées du substratum, le mycelium se dirige vers elle, et là produit abondamment les pieds sporangifères.

De même sur peptone $\frac{1}{100}$ sous l'huile, le développement du mycelium est considérable et se produit exactement à la surface de la solution, il y forme bientôt une croûte épaisse ; sur son pourtour s'échappent des filaments qui rampent et se ramifient sur la paroi du récipient, et s'élèvent à plusieurs centimètres de hauteur comme pour aller chercher l'air, mais il ne se produit aucune trace d'appareils fructifères.

Il ne se forme donc pas de sporanges normaux en l'absence

[1] Le champignon ayant déjà absorbé une certaine quantité des éléments nutritifs du milieu.

de l'air. Dans l'action de celui-ci deux facteurs peuvent intervenir : 1° l'oxygène ; 2° l'évaporation de l'eau. M. Klebs est d'avis que cette évaporation de l'eau joue un rôle très important pour la formation des sporanges chez le *Mucor racemosus*, comme cela était pour la production des conidies chez l'*Aspergillus repens*.

L'expérience suivante nous semble ne pas devoir confirmer le fait pour le *Mucor spinosus*.

Si l'on fait une culture de l'*Aspergillus variabilis* dans un milieu privé de vapeur d'eau en employant le procédé que nous avons décrit au chapitre « technique », on constate que la germination est ralentie : après deux ou trois jours on voit apparaître des filaments aériens blancs, courts, formant un duvet lâche, et ce développement s'arrêtera sans qu'il se soit constitué aucun sporange ; cependant, il a dû se produire dans le végétal cette évaporation abondante qui favorisait la formation des spores exagènes. Le ballon où se faisait cette expérience était assez grand et la surface du substratum assez faible, pour qu'on ne pût pas attribuer cet avortement de l'appareil reproducteur au manque d'oxygène. Une expérience parallèle était faite sur un substratum semblable et dans un ballon de mêmes dimensions que ceux qui servaient à l'expérience ci-dessus, seulement on y produisait une atmosphère saturée d'humidité : on avait alors un développement rapide et luxuriant, avec production de nombreux pieds fructifères dont les sporanges donnaient à l'ensemble de la culture un aspect noirâtre. Dans ce cas, la transpiration était cependant entravée, par le fait d'une atmosphère saturée de vapeur d'eau.

*En résumé*, si l'évaporation de l'eau par la plante, résultant de la sécheresse de l'atmosphère, est un facteur de la formation des spores chez l'*Eurotium herbariorum* d'après Klebs, chez l'*Aspergillus variabilis*, comme nous l'avons montré nous-même et peut-être chez tous les Aspergillus et chez le *Penicillium glaucum* qui produit d'abondantes conidies dans une

atmosphère absolument sèche, on ne saurait généraliser cette action pour d'autres groupes.

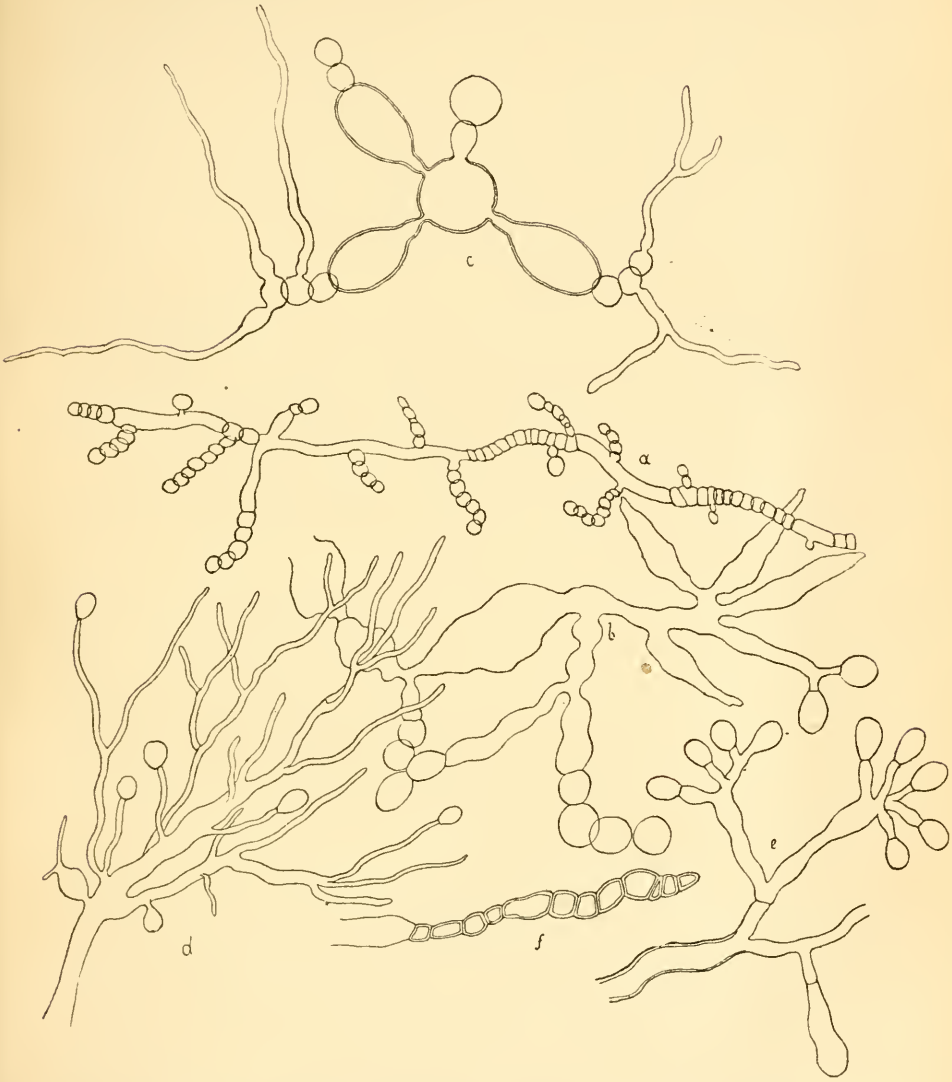



Fig. 29. — Végétations en levure du *Mucor spinosus*, observées dans divers milieux (sauf *f*, chlamydospores). (Gross. *a*, *b*, *d*, *e*, *f*, 75 ; *c*, 270.)

C'est ainsi que la transpiration ne nous a pas paru avoir

d'effet sur la formation des sporanges chez les deux espèces de Mucorinées que nous avons étudiées à ce point de vue. On doit dans ce cas rapporter à l'oxygène le rôle actif de l'air.

Nous savons maintenant que la présence de l'air et une température restant entre certaines limites sont des conditions nécessaires de la formation des sporanges. Ces deux conditions étant acquises, recherchons comment agira le substratum nutritif. Nous étudierons : 1° la qualité des éléments qui le composent (composition chimique); 2° la quantité ; 3° leur concentration ou la structure du substratum.

Composition chimique du substratum. — Le champignon s'est développé à des degrés divers, sur liquide de Raulin, sur des milieux azotés organiques comme : peptone, albumine, eau de levure ; ou de nature minérale : comme solutions d'azotate ou tartrate d'ammoniaque : sur des substances hydrocarbonées, telles que amidon, dextrine, glucose, lévulose, etc.., sur jus d'orange, de pruneau, sur pomme de terre ou carotte, sur solutions nutritives à azote exclu.

Bachmann (1895) a pu séparer nettement les milieux nutritifs en deux catégories, au point de vue de leur action sur la morphologie de l'appareil reproducteur du *Thamnidium elegans :* d'une part ceux qui sont riches en azote, d'autre part ceux chez qui dominent les matières hydrocarbonées. Nous n'avons pu déceler ici une démarcation aussi nette dans l'action de ces deux groupes de corps.

On sait que le mode de *ramification des pieds sporangifères* est extrêmement variable chez le *Mucor spinosus*, et cela quelquefois sur un même milieu. Ainsi, sur liquide de Raulin on pourra trouver les ramifications dessinées fig. 27, qui se trouvaient côte à côte dans une même culture en cellule. L'abondance des ramifications, leur irrégularité, la production de petits groupes de rameaux adventifs fréquents, caractérisent la végétation sur liquide de Raulin, mais sur d'autres milieux moins nutritifs s'établit rapidement un mode dominant de ramification.

Sur eau de levure $\frac{10}{1000}$, elle est sympodique, passant souvent à la ramification en grappe (fig. 30 et fig. 31) ; de plus, on observe fréquemment sur ce milieu des géniculations : un

Fig. 30. — *Mucor spinosus* végétant dans eau de levure.

rameau, normal d'abord, se renfle en boule qui se recouvre d'aiguilles d'oxalate de chaux, mais le sporange qui débute ainsi n'achève pas son évolution ; il développe une branche à angle aigu, qui portera, elle, le sporange à son extrémité. Sur liquide de Raulin sans azote, les pieds sporangifères sont fort

espacés à la surface du liquide nutritif; comme cela a lieu aussi pour l'eau de levure, on a encore une ramification sympodiale dominante (fig. 31). Sur glucose à $\frac{1}{100}$, les pieds fructifères sont très élevés et atteignent 6 ou 7 millimètres, la ramification est en cyme scorpioïde nettement allongée (fig. 31, *g*) ou corymbiforme (fig. 31, *h*), sur peptone domine le type cyme (fig. 31, *e*) les tubes sporangifères sont très gros et peu ramifiés; l'axe primaire est court et de beaucoup dépassé par les branches d'ordre secondaire ou plus élevé. Il en est de même dans $\frac{\text{peptone } 1 + \text{sulfate de zinc}}{100}$; les tubes sont seulement moins gros et les rameaux plus nombreux ; l'ensemble tend à devenir corymbiforme (fig. 31, *b* et *c*).

Lorsque la ramification est sympodique, comme sur liqueur de Raulin sans azote ou sur eau de levure, on a souvent une fausse apparence de végétation indéfinie : les branches se produisent au-dessous des sporanges, et alternativement à droite et à gauche (fig. 31, *f*).

*En résumé*, le mode de ramification est extrêmement variable chez le *Mucor spinosus*, mais il est capable de se fixer sur certains milieux, et une classification des Mucor basée sur le mode de ramification, telle que celle donnée par M. Fischer (1892, p. 184), ne peut être considérée que comme tout à fait provisoire; ce dont l'auteur convient d'ailleurs lui-même.

La *rapidité du développement* varie aussi avec la nature du substratum. Ainsi, deux jours après l'ensemencement, on avait sur peptone à $\frac{2}{100}$ un développement aérien et submergé abondant ; il était à peu près égal sur liqueur de Raulin ; sur jus de pruneau, la végétation aérienne était plus faible, le mycelium submergé plus important.

Sur liqueur de Raulin sans azote, tanin à $\frac{0,1}{1000}$; solutions de glucose 10, 2, 1, 0,01 0/00, il ne s'était produit qu'un

mycelium complètement immergé et pas de fructifications aériennes. Après sept jours, le rapport des masses aériennes et submergées était le même.

Le développement croît avec la quantité des substances nutritives, pour de faibles concentrations. Des cultures sur peptone à $\frac{0,01}{100}$ étaient beaucoup moins avancées après deux

Fig. 31. — Schema des divers modes de ramifications que peut présenter le *Mucor spinosus* végétant sur des milieux différents.

jours que celles dans lesquelles on avait mis $\frac{0,1}{100}$ de peptone ; la différence était moins grande entre $\frac{0,1}{100}$ et $\frac{1}{100}$. Un examen fait après huit jours montre que ces différences s'atténuent un peu.

Des cultures sur azotate d'ammoniaque de $\frac{20}{100}$ à $\frac{1}{1000}$ ne nous ont jamais donné qu'un mycelium submergé stérile. Après un jour, on avait une production fort appréciable de ce mycelium dans la solution à 20/100, plus faible pour celle à

$\frac{10}{100}$ et à partir de $\frac{5}{100}$ il ne s'était rien développé même après vingt jours.

Remarquons aussi que le *Mucor spinosus* présente comme les autres espèces que nous avons étudiées une résistance aux substances toxiques qui est proportionnelle à la qualité et à la quantité des aliments qu'on lui fournit. On obtient des développements importants dans $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0{,}05 + \text{Jus de pruneau } 2\ 5}{100}$, dans $\frac{\text{Sul. de cuivre } 0{,}1 + \text{Pep. } 1}{100}$, $\frac{\text{Sul. de zinc } 0{,}5 + \text{Pep. } 1}{100}$, $\frac{\text{Acide tartrique } 1{,}5 + \text{Jus de pruneau } 25}{100}$, alors que ces substances plus ou moins toxiques, employées seules à de pareilles doses, tuent les spores du mucor.

Mais l'accroissement de la quantité de la substance nutritive n'est favorable que jusqu'à une certaine concentration, au delà de laquelle il devient préjudiciable, l'action osmotique entrant en jeu.

Le tableau suivant présente le résumé de quelques-uns des faits que nous avons signalés et permet leur comparaison.

| SUBSTANCES dissoutes | IMPORTANCE de la masse de champignon produite | PARTICULARITÉS DES CULTURES | |
|---|---|---|---|
| | | Après 2 jours | Après 8 jours. |
| Peptone | | | |
| $\frac{2}{100}$ | + + | Pieds fructifères courts, presque pas ramifiés. | ...la végétation forme sur le liquide une croûte brun chocolat. |
| $\frac{1}{100}$ | + + + | Id. | |
| $\frac{0{,}1}{100}$ | + + + | Pieds fructifères longs et avec ramifications assez nombreuses. | ...les pieds fructifères sont toujours longs et espacés. |
| $\frac{0{,}01}{100}$ | + | Id. | |

| SUBSTANCES dissoutes | IMPORTANCE de la masse de champignon produite | | PARTICULARITÉS DES CULTURES | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Après 2 jours | Après 8 jours |
| Jus de prun. $\frac{25}{100}$ | 0 | | | |
| + Na Cl. $\frac{15}{100}$ | Submergé | Aérien | | |
| 7,5 | + + | 0 | | |
| 3,7 | + | + | Pieds fructifères courts, grêles et très peu ramifiés. | |
| 1,8 | + | + | | |
| Jus de prun. seul | + | + + + | Beau développement de fructifications aériennes longues et ramifiées. | |
| Glucose | | | | |
| $\frac{1}{100}$ | + | + + | Développement exclusivement submergé. | *Après 15 jours*, pieds fructifères très longs et ramifiés en cyme sympodique. |
| $\frac{0,1}{100}$ | + + | + | » | Pieds fructifères toujours longs, mais peu ramifiés. |
| $\frac{0,01}{100}$ | + + | 0 | » | Il ne s'est presque pas produit de pieds fructifères. |
| Saccharose | | | | |
| $\frac{10}{1000}$ | + + | + | » | Fructifications aériennes, rares et grêles. |
| $\frac{2}{100}$ | + + | 0 | » | Il ne se fait pas de développement superficiel. |
| $\frac{1}{100}$ | + + | 0 | » | » |
| $\frac{0,01}{100}$ | + | 0 | » | » |

Si l'on emploie des milieux poreux, comme de la pierre ponce imbibée de peptone à $\frac{2}{100}$, ce milieu accroît l'effet de la concentration en retenant pour lui-même une partie de l'eau; aussi le développement est encore ralenti et les pieds

fructifères sont plus courts. L'effet s'accentue si l'on remplace la ponce par de l'éponge fine.

*En résumé*, une trop faible quantité de substances alimentaires amène la prédominance de la végétation mycélienne submergée, qui peut devenir exclusive; une concentration trop élevée produit le même effet; de plus, elle provoque un rac-

Fig. 32. — Formes diverses que peut affecter la columelle du sporange du *Mucor spinosus*. (Gross. 260.)

courcissement des fructifications aériennes, qui deviennent de plus en plus trapues.

Certaines substances paraissent avoir une action spécifique marquée ; tel est le sulfate de zinc, qui provoque un épaississement remarquable de toutes les membranes, avec production fréquente de ramifications latérales ondulées des pieds fructifères.

Ces faits ont été observés avec des solutions contenant $\frac{\text{Sulfate de zinc } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$ (fig. 33).

Signalons en passant, à propos des sporanges, le phototropisme très marqué des pieds fructifères.

L'appareil sporifère offre encore parfois certaines particularités. Nous avons rencontré dans des cultures faites sur le liquide de Raulin ordinaire additionné de gélose $\frac{2}{100}$ (liquéfiée d'ailleurs), et même sur eau de levure à $\frac{10}{1000}$, des appareils sporangifères complètement recouverts d'énormes cristaux

Fig. 33. — Mycelium du *Mucor spinosus* végétant dans des solutions diverses : *a*, solution de $\frac{\text{Sulfate de zinc } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$ ; *b*, solution de $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,05 + \text{Bouillon de pruneaux } 25}{100}$. (Gross. 400.)

solubles dans l'acide chlorhydrique, constitués sans doute par de l'oxalate de chaux, comme les aiguilles de la membrane sporangifère. On s'explique difficilement la présence en telle abondance de ce corps dans des milieux aussi peu aptes à le fournir. Il est rationnel d'admettre que ces cristaux se forment aux dépens de la chaux qui entre dans la composition du verre qui constitue la paroi du récipient. Celui-ci présente des irisations qui décèlent son attaque par le liquide de culture.

La forme de la *columelle* n'a rien de fixe, comme le montre la figure 32 ; cependant les formes *b* se rencontrent le plus fré-

quemment : celle figurée en *b* avait 51 $\mu$ = 38 $\mu$, dans sa partie la plus dilatée ; une autre était fort allongée (fig. 32, *f*) 90 $\mu$ long. ; les dimensions sont généralement moindres et oscillent entre 30-40 $\mu$ haut. × 20-30 $\mu$ long. La columelle est quelquefois cloisonnée et peut donner lieu à la formation des chlamydospores, comme nous le verrons en traitant de celles-ci (fig. 32, *j*, *k*, *i*).

Les *prolongements en doigts de gant de la columelle* sont susceptibles de grandes variations. Ils manquent rarement, leur nombre n'est point fixe, il peut y en avoir seulement un ou deux, ou plusieurs rangées qui peuvent garnir la moitié supérieure de la columelle et donner l'illusion de stérigmates analogues à ceux des Aspergillus. Leur rôle doit être, comme le dit M. Van Tieghem, de retenir, après la déhiscence, les spores pendant quelque temps contre la columelle. Ils se prolongent parfois d'une façon considérable (fig. 32, *c* et *e*), ou se renflent à leur extrémité en forme de bouton (fig. 32, *d*, *e*) (jus d'orange), ou même se ramifient (fig. 32, *c*, *i*). Nous avons observé sur jus d'orange additionné de gélose $\frac{4}{100}$ (liquéfiée), une extrémité de branche sporangifère dilatée, et prolongée en longs rameaux, minces, cloisonnés et ramifiés (fig. 32, *i*). L'exiguïté de ces filaments permet de les considérer simplement comme le résultat de la prolifération d'un sporange resté à l'état végétatif.

Sur $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$, la columelle, au lieu d'émettre des prolongements épineux, subissait un bourgeonnement globuleux (fig. 32, *h*).

Nous avons déjà signalé les importantes modifications que subit la *masse protoplasmique sporigène* dans son évolution ultérieure, par le fait de la submersion du sporange avant la maturité. On observe quelquefois des modifications analogues, quoique moins accentuées, dans les végétations aériennes sur certains milieux. Sur jus d'orange, le protoplasma spori-

gène se divise en masses aux formes les plus irrégulières : nous en avons figuré quelques-unes (fig. 28, *f*, *g*, *h*). Dans quelques cas, il peut même rester indivis et être directement recouvert par la membrane sporangiale.

On observe fréquemment la réduction du nombre des *spores*, ayant pour conséquence l'augmentation de volume des organismes formés : sur eau de levure, etc., et même dans des cultures sur pain peu humide, dans les fructifications qui se produisent entre le substratum et la paroi de la boîte.

L'étude de l'appareil sporangifère nous a montré combien des modifications, même faibles, du milieu retentissent sur sa forme et son développement.

### Mycelium.

Le mycelium du *Mucor spinosus* est normalement ramifié, non cloisonné, avec protoplasma granuleux, comme c'est le cas général chez les Mucorinées. Nous avons déjà montré que le mycelium se développe très bien dans une situation submergée, et que dans beaucoup de solutions minérales ou organiques faibles le développement s'en tient là.

Dans des solutions nutritives variées, il revêt des aspects différents, comme l'ont déjà montré Bachmann (1895) pour le *Thamnidium elegans*, et Klebs (1896) pour le *Mucor racemosus*.

Ce dernier savant distingue deux types de mycelium :

1° Mycelium à hyphes épais, à rameaux terminés en pointe obtuse et à plasma montrant des granulations brunes, régulières et fines.

2° Mycelium à hyphes minces, à branches latérales à extrémités en pointe aiguë et plasma vacuolaire très réfringent.

Ces deux types sont également très nets chez le *Mucor spinosus*. Nous avons observé le premier, particulièrement distinct sur les solutions de glucose, lévulose et saccharose ; le deuxième était surtout discernable dans les cultures avec

eau de levure $\frac{10}{1000}$ (fig. 34), azotate d'ammoniaque 20 et $\frac{10}{1000}$.

Dans une solution faite en mélangeant à volumes égaux, eau de levure $\frac{10}{1000}$ et glucose $\frac{4}{1000}$, on obtient un mycelium

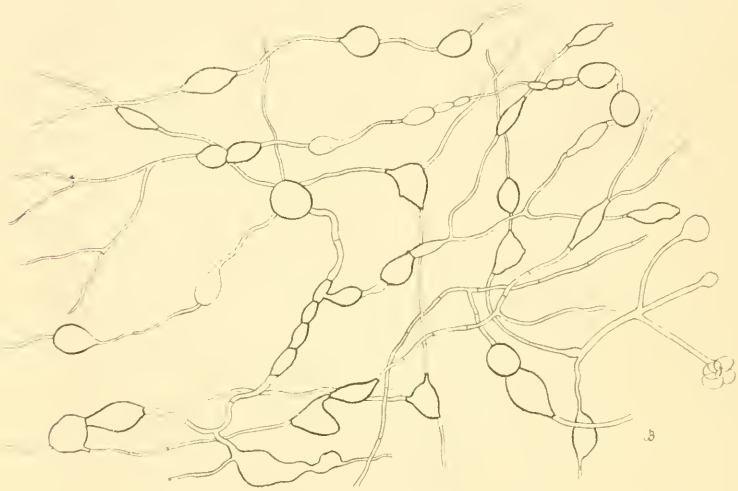


Fig. 34. — *Mucor spinosus* sur eau de levure à 10/1000 (Mycelium du deuxième type). (Gross. 272.)

intermédiaire, présentant à côté de ramifications à pointes mousses, d'autres très minces et à extrémités assez aiguës.

*On peut généraliser et dire que le premier type est propre aux milieux nutritifs riches en substances hydrocarbonées, le deuxième à ceux où prédominent les aliments azotés.*

Cependant les exceptions ne manquent pas : Nous avons rencontré le deuxième type dans des végétations sur solutions de tanin à $\frac{0,1}{1000}$, de saccharose concentré à $\frac{10}{100}$, et le premier, très net, dans des solutions de peptone à 0,01, 0,1 et 1 o/oo. Ici se montre encore l'influence de la valeur nutritive de la solution et de sa concentration.

Le diamètre des tubes mycéliens peut varier pour des solutions d'une même substance, si elle présente des concentrations différentes. Ainsi, sur solution de saccharose à $\frac{0,01}{100}$, ils correspondent très bien au type n° 2. Dans une solution de $\frac{\text{Sulf. de Zinc } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$, on observe des filaments minces, mais brusquement dilatés en utricules énor-

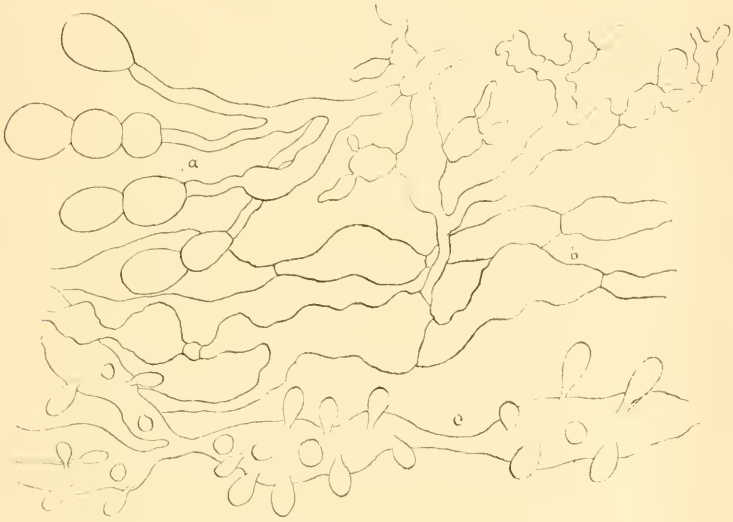



Fig. 35. — Formes diverses de l'appareil végétatif du *Mucor spinosus*. (Gross. 256.)

mes ; la membrane est elle-même d'épaisseur très irrégulière, quelquefois mince, mais souvent très épaisse.

L'acide tartrique a une action spécifique remarquable : dans une solution de $\frac{\text{Jus de pruneau } 12 + \text{Acide tartrique } 1,5}{100}$ il se produit d'énormes filaments plus ou moins régulièrement dilatés en utricules qui atteignent de 47 à 94 $\mu$ d'épaisseur. C'est un cas de *gigantisme* remarquable (fig. 35, *b*). Faisons observer

que dans une solution contenant seulement A. tartrique $\frac{1,5}{100}$ il ne se fait aucun développement.

*En résumé*, et d'une façon générale, les deux types mycéliens, l'un à tubes épais, à ramifications terminées en pointes mousses, et l'autre à tubes minces et ramifications à extrémités pointues, sont sous la dépendance de la teneur du milieu nutritif, soit en substances hydrocarbonées, soit en substances azotées. Certaines substances ont une action spécifique sur la forme et la structure du mycelium ; la présence de l'acide tartrique, entre autres, entraîne un gigantisme remarquable.

### Mycelium cloisonné et mycelium végétant en levure.

Berkeley a, le premier, en 1838, annoncé la propriété qu'ont certains mucor de provoquer une fermentation. Voici ce qu'il dit à ce sujet dans son *Introduction to cryptogamic Botany*, 1857, p. 295 : « Some species of Mucor, like Penicillium (!) promote fermentation. A case in point is recorded in *Mag. of Zool. and Bot*, vol. II, p. 340, which *Mucor clavatus* assumed when developed, in enormous quantities, in raisin wine. »

Bail, en 1857, décrit en détail le bourgeonnement particulier d'un mucor, qui a été reconnu, plus tard, être le *Mucor racemosus*, mais il pensait que cette forme n'était qu'un stade du développement de la levure proprement dite (Saccharomyces). Il donne à ces bourgeons le nom de « *Kugelhefe* », levure en boule.

En 1869, Hoffmann (*A. S. N.*, p. 51 et suiv.) voit tant de choses qu'il est difficile de préciser ce qu'il a bien observé; cependant, il se dégage de la citation suivante, d'une façon assez certaine, qu'il avait aperçu la végétation en levure de mucor : « J'ai obtenu, dit-il, la levure des Mucédinées les plus diverses, telles que les Penicillium, le *Botrytis polymorpha*,

les Mucor, etc. Tout récemment, j'ai vu sortir à la fois de la levure de vin, le Penicillium et probablement un Mucor... Aux types fongins que j'ai d'abord obtenus de la culture de la levure de bière, et qui sont le *Penicillium glaucum*, les *Mucor racemosus* et *Mucedo*, etc., l'*Oidium lactis*, l'*Acrostalagmus cinnabarinus* ou *Verticillum ruberrimum (mihi olim)*, les *Sporotrichum murinum* et *candidum* et le *Polycatis vulgaris*, viennent s'ajouter aujourd'hui, d'après mes nouvelles expériences, plusieurs autres espèces. Sur la fiente bouillie du mouton, placée sur un tube approprié (Dunstrohr), j'ai obtenu une sorte de *Sporotrichum*, le *Cephalosporium Acremonium* Cord. et le *Sporocybe byssoides* Bonord... » Jamais fatras ne fut plus obscur.

Reess établit (1870) qu'il n'y a pas de transformation du *Mucor racemosus* en levure proprement dite, mais une modification du thalle végétant à l'abri de l'air.

M. Brefeld (1873) confirme les observations de Reess. Il ajoute que le mycelium commence à croître normalement dans le liquide; puis le Mucor, qui a une très grande affinité pour l'oxygène, absorbe très rapidement celui qui est dissous dans la solution, et c'est à ce moment que commence la fermentation; mais, tout en provoquant la fermentation alcoolique (s'il s'agit d'une solution sucrée), le mycelium ne s'accroît pas, car il ne peut le faire en l'absence de l'oxygène libre (1873, Unters). On sait que cette doctrine est opposée à celle de Pasteur (voir 1876, ch. IV), qui arrive à ce résultat que la levure mucoréenne (comme la levure proprement dite) se développe si le champignon s'est trouvé au début en présence de l'oxygène de l'air et qu'il s'est produit une diminution graduelle de celui-ci. Il doit alors bientôt emprunter l'oxygène aux combinaisons avec lesquelles il se trouve en contact (glucose, par ex.). La fermentation est corrélative de la vie et de l'accroissement de la levure.

Nous avons mentionné au commencement de cette étude les travaux spéciaux sur la végétation en levure du *Mucor*

*spinosus* de M. Gayon (1878), et les quelques détails que donne M. Bainier (1884). M. Gayon adopte les idées de son maître Pasteur : « Lorsque ces moisissures *(M. circinelloides* et *spinosus)* sont obligées de vivre sans oxygène libre dans des moûts de bière ou dans des moûts de raisin, leur mycelium se cloisonne et donne naissance à de véritables cellules de ferment... » (1878, *C. R.*, p. 53). Ces divers ferments font fermenter le glucose, mais non le sucre de canne, car ils ne produisent pas d'invertine comme la levure ordinaire. M. Bainier admet que la levure Mucor peut se former soit par suite de l'absence d'oxygène, soit par le défaut de transpiration.

Brefeld (1889, Heft. VIII) s'élève fortement contre l'emploi du mot « Mucorhefe » « als thöricht und unglaublich unrichtig », et considère les productions mycéliennes en question comme des formes oïdiennes, « Mucoroidien ». Il prétend que ces corps ont la valeur physiologique de spores ; ce sont des annexes des pieds fructifères empêchés dans leur complet développement.

Klebs (1896, p. 510) proteste avec raison contre cette innovation. Avant la dissociation du thalle en cellules de levure, le mycelium s'était simplement cloisonné dans une portion quelconque de son parcours ; il peut d'ailleurs rester longtemps sous cette forme ou même la conserver indéfiniment. On ne saurait faire aucune comparaison entre ce mycelium dissocié et des spores (fig. 29, *a)*. D'ailleurs, le mot oïdium sert déjà à nommer des formations pourvues de véritables conidies. Cependant, pour M. Dangeard (1897), ces éléments de thalle fragmenté en articles sont des spores au même titre que les conidies. Ils constituent une variété de spores caractérisées par ce fait, qu'elles n'exigent pas nécessairement le concours d'une division de noyaux pour se former.

Nous avons obtenu le plus riche développement de la forme levure sur liquide de Raulin stérilisé à 120 degrés. Le saccharose de la liqueur, en présence de l'acide tartrique qui

se trouve avec lui, et grâce à la haute température réalisée pendant la stérilisation, se dédouble en glucose et lévulose fermentescibles. Cette végétation se trouve encore abondante sur divers jus de fruits, jus d'orange, de pruneau et mieux encore sur $\frac{\text{J de pruneau } 25 + \text{A. tartrique } 1{,}50}{100}$. On en voit seulement des traces sur solutions de saccharose de 10, 2, 1 et 0,01 pour 100 ou de lévulose 20, 15, 10, 1 et 0,1 pour 100 ;

Fig. 36. — Végétation du *Mucor spinosus* sur jus de pruneau : *a*, forme septée ; *b*, forme de passage au mycelium à chlamydospores. (Gross. 256.)

de même sur glucose. La formation d'utricules séparées, qui caractérise la forme levure, est précédée d'un cloisonnement du mycelium, qui reste quelquefois dans cet état.

La concentration et la valeur nutritive du milieu ont une grande influence sur le cloisonnement du mycelium et son évolution ultérieure en levure.

Dans jus de pruneau à $\frac{12{,}5}{100}$, le développement est d'abord superficiel, et la surface se couvre de pieds fructifères ramifiés en grappe ; puis se développe abondamment le mycelium, qui offre bientôt de nombreuses cloisons (fig. 36, *a*). Mais les choses en restent souvent là, et les cellules ainsi formées, au lieu de se renfler en utricules et de se dissocier, épaississent souvent, au contraire, leur paroi, et constituent ainsi des éléments de transition entre le mycelium septé proprement dit et le mycelium à chlamydospores (fig. 36, *b*). Sur

un jus de pruneau moins dilué, à $\frac{25}{100}$ ou à consistance sirupeuse, le mycelium, après s'être comporté comme ci-dessus au début de la végétation, renfle bientôt les cellules produites, qui peuvent former des chaînettes assez longues, situées surtout aux extrémités des filaments (fig. 36, *d)*. Cependant cette forme n'est jamais aussi belle sur ce milieu que sur jus d'orange ou sur liquide de Raulin.

La concentration de la solution nutritive est favorable au cloisonnement du mycelium. Si l'on additionne du jus de pruneau à $\frac{12,5}{100}$ successivement de NaCl à 1,8, 3,7, 7,5 et 15 pour 100, on constate que le cloisonnement devient de plus en plus sensible, et, vers 3,7 pour 100, il existe des cellules fortement et irrégulièrement renflées. Mais la solution n'est point assez nutritive pour permettre à la végétation en levure de s'instaurer nettement. L'acide tartrique, qui paraît avoir une action osmotique toute particulière, produit le gigantisme frappant que nous avons signalé ; dans une solution de $\frac{\text{A. tartrique } 1,5 + \text{Jus de pruneau } 12,5}{100}$, se produisent ces remarquables dilatations pouvant atteindre 50 à 95 $\mu$ d'épaisseur. Quelquefois elles émettent encore normalement à leur surface de nombreuses petites ampoules allongées : le filament présente alors le curieux aspect figuré (fig. 34, *c)*. Ces cellules utriculeuses sont remplies d'un protoplasma très granuleux renfermant de grosses gouttelettes d'huile. Si on élève la dose d'acide à $\frac{5}{100}$, il ne se produit plus rien. La solution contenant $\frac{\text{Jus de pruneau } 12,5 + \text{A. tartrique } 1,5}{100}$ devrait être hypotonique par rapport à la solution de : $\frac{\text{Jus de pruneau } 12,5 + \text{NaCl } 7,5}{100}$, qui permettait encore le développement du champignon, et cependant elle produit

des effets de dilatation beaucoup plus accentués, et se trouve très rapprochée du point où elle provoquera la plasmolyse.

Les lois de l'osmose ne s'appliquent point ici telles que les donne de Vries ; il intervient une action spécifique de l'acide tartrique sur la cellule vivante.

Nous avons dit que la liqueur de Raulin, après s'être couverte de fructifications aériennes, donnait lieu à un magnifique développement de la forme septée (fig. 29, *a)*, bientôt transformée en la forme levure. On retrouve fréquemment au fond du vase quelques-unes des cellules sphériques de levure, qui ont bourgeonné et produit à leur tour des chapelets, dont les éléments donnent parfois des filaments de mycelium (fig. 29, *c)*. L'ensemble mérite bien, par sa configuration, le nom de levure sphérique.

En supprimant l'azote dans la liqueur de Raulin, elle conservera la même quantité de matières fermentescibles, et cependant le *M. spinosus* n'y produira qu'un mycelium à contenu granuleux, très ramifié, peu cloisonné, et ne présentant presque jamais la forme levure. De même, avec des solutions de saccharose à 10, 2, 1, 0,1 pour 100 ou de lévulose à 20, 15, 10, 1 et 0,1 pour 100, c'est-à-dire avec des quantités de ces substances supérieures à celles qui existent dans la liqueur de Raulin, à sucre interverti, on n'observe que des traces de la végétation en levure. Celle-ci se manifeste dans ces solutions sucrées d'une manière particulière : sur le mycelium, toujours profondément submergé, de gros calibre et cloisonné, apparaissent de temps à autre des dilatations digitées ; ces digitations s'allongent quelquefois et se renflent à leur extrémité en une boule qui s'isole bientôt et constitue une cellule sphérique de levure. Ces productions sont fort rares d'ailleurs.

*En résumé*, la concentration provoque le cloisonnement abondant du mycelium. Si le milieu est fermentescible et que, d'autre part, il soit suffisamment riche en aliments pour que le champignon puisse y puiser une force de résistance suffisante pour lutter contre l'action osmotique, les cellules du mycelium

septé s'arrondissent, puis se détachent, bourgeonnent à leur tour et produisent la fermentation.

Ajoutons que l'absence d'oxygène favorise encore ce cloisonnement et le renflement des cellules, comme on peut l'observer dans les cultures sur liquide de Raulin tenu sous l'huile, où il se produit aussi des cas intéressants de gigantisme (fig. 29, *b*). Il en est de même de l'accroissement de température, qui agit en exaltant les phénomènes osmotiques.

## Chlamydospores.

Les chlamydospores de Van Tieghem (1873, p. 279) sont les « Gemmen » ou « Brutzellen » des Allemands. M. Van Tieghem appelle ainsi des spores nées isolément à l'intérieur du filament, par une condensation locale et une transformation du protoplasma. Elles sont mises en liberté par la résorption de la membrane, qui leur constituait une sorte de manteau.

Nous ferons remarquer ici encore que ces organismes n'ont aucunement la valeur morphologique de spores.

Les chlamydospores ne sont pas toujours aussi nettement caractérisées que l'implique la description précédente. Le mycelium peut se cloisonner dans les conditions que nous avons énumérées au chapitre précédent, principalement sous l'influence de la pression osmotique, et donner des cellules qui pourront évoluer dans deux directions : *si le milieu est fermentescible et suffisamment nutritif, il se produira la forme levure; s'il n'est point fermentescible ou si, l'étant, il se trouve trop peu nutritif, ou additionné de substances toxiques, en un mot dans des conditions défavorables*, la membrane des cellules s'épaissira plus ou moins fortement, et celles-ci évolueront vers la forme chlamydospore. Il y a tous les passages entre les cellules du mycelium septé et les chlamydospores avec membrane propre recouverte par celle du mycelium. Dans certaines formes intermédiaires, l'épaississement paraît

homogène et l'on ne peut discerner ces deux membranes (fig. 36 *a*, *b*).

On observe particulièrement bien ces gemmes par simple épaississement de la paroi, sur eau de levure à $\frac{10}{1000}$, milieu faiblement nutritif où elles se produisent en grande quantité. Elles y sont très dilatées (fig. 34), tandis que le mycelium pos-

Fig. 37. — Mycelium à chlamydospores du *Mucor spinosus*. Végétation sur milieux différents. (Gross. 400.)

sède la ténuité habituelle, propre aux végétations de ce Mucor dans les milieux riches en azote.

Les autres milieux faiblement nutritifs sur lesquels nous avons cultivé le champignon, nous ont tous fourni une abondante production de chlamydospores. Sur azotate d'ammoniaque, les dilatations en boules à parois épaissies, régulièrement espacées sur le mycelium, apparaissent dès le premier jour de la culture. Sur liqueur de Raulin sans azote, les chlamydospores sont très nombreuses; sur glucose, les chlamydospores en boules sont régulièrement disposées sur le myce-

lium (fig. 37, *e*). Il en est de même sur saccharose, glycérine à $\frac{5}{100}$, tanin à $\frac{0,1}{1000}$.

Sur jus de pruneau à $\frac{12,5}{100}$ on observe fréquemment les formes septées et en levure, côte à côte. Cette dernière l'emporte de beaucoup sur le même milieu à $\frac{25}{100}$ ou à consistance sirupeuse.

Dans d'autres milieux plus nutritifs mais additionnés de substances plus ou moins toxiques, se manifeste aussi une riche production de chlamydospores. Telles sont les cultures dans solution de $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,05 + \text{Jus de pruneau } 25}{100}$ dans laquelle le développement est assez abondant, mais reste toujours submergé (fig. 37, *d*). On y trouve, à côté de quelques éléments en levure, beaucoup de chlamydospores des mieux constituées, chez lesquelles se distinguent bien la membrane propre et celle du filament. Avec la peptone on peut faire supporter au champignon une dose plus forte de sulfate de cuivre. Dans une solution de $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$, il se produit un développement aérien et submergé, et la masse totale formée est très importante ; les chlamydospores sont en grand nombre, distribuées non seulement dans le mycelium (fig. 37, *b*), mais aussi dans l'appareil fructifère et jusque dans la columelle, où elles peuvent avoir toutes sortes de situations (fig. 32, *j*, *k*, *l*). Les chlamydospores sont fréquemment accouplées par deux ou réunies en plus grand nombre (fig. 37, *b*). Sur $\frac{\text{Sulfate de zinc } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$, corps beaucoup moins toxique que la préparation cuprique correspondante, les cloisons sont moins nombreuses, ainsi que les gemmes dont les parois sont très épaisses. Elles sont aussi très belles sur jus de pruneau additionné d'acide tartrique 1,5 pour 100, et pré-

sentent dans leur intérieur de grosses gouttelettes d'huile (fig. 37, *c*).

Nous signalerons l'observation de chlamydospores qui s'étaient produites dans l'intérieur d'un pied fructifère (sur jus d'orange), y avaient crû et, finalement, avaient rompu la paroi du tube qui les enfermait (fig. 38).

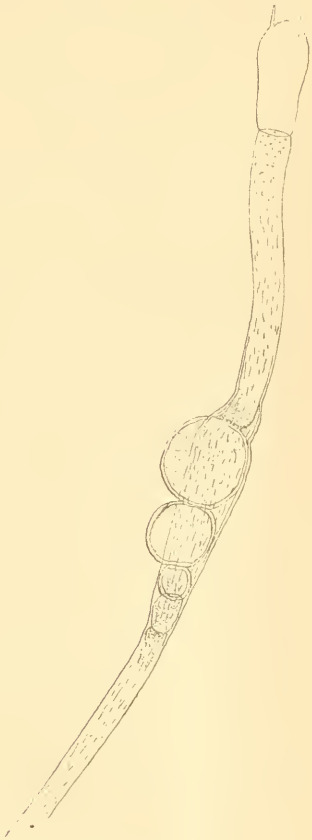


Fig. 38. — Chlamydospores dans un pied fructifère de *Mucor spinosus*.

*En résumé*, les chlamydospores se produisent dans des conditions nettement défavorables. La pression osmotique favorise le cloisonnement du mycelium ; les cellules formées donnent la forme levure si elles se trouvent dans un milieu fermentescible et riche en matières assimilables ; si, au contraire, elles sont dans un milieu faiblement nutritif, fermentescible ou non, ou suffisamment nutritif mais additionné de substances toxiques, elles épaissiront leur paroi, qui tantôt se confondra avec la membrane du filament externe (forme de transition), tantôt en sera distincte ; elles constitueront alors les chlamydospores.

On voit que chez le *Mucor spinosus* la distinction entre un polymorphisme provenant d'une alternance de génération et un polymorphisme imputable à l'action directe et immédiate du milieu, devient impossible à établir.

L'alternance des formes à sporanges, à chlamydospores, à mycelium fragmenté, est absolument liée à l'influence du milieu, elle ne peut s'en affranchir.

## IV

### *MYCOCLADUS VERTICILLATUS* (gen. nov. sp. nov.)

Nous avons rencontré cette espèce sur un mur humide où croissaient en abondance plusieurs autres moisissures.

Cette moisissure est constituée par un mycelium hyalin ramifié dans le substratum et à sa surface. De ce mycelium

Fig. 39. — Port du *Mycocladus verticillatus*.

s'élève un filament ou axe sporangifère, à croissance indéfinie, non terminé par un sporange. Il n'émet pas régulièrement et périodiquement des crampons fixateurs. Blanc au début,

il brunit bientôt en cutinisant sa paroi; il est fréquemment ramifié. Sur son trajet se trouvent les pieds sporangifères, isolés ou par deux, le plus souvent verticillés par trois ou quatre (fig. 39). Ils sont simples, rarement ramifiés, terminés par un sporange avec apophyse; la membrane en est homogène, diffluente à maturité. Les spores sont nombreuses. Les zygospores sont sphériques, à exospores recouvertes de proéminences écailleuses. Les suspenseurs ne portent pas d'appendices.

Tels sont les caractères de genre. Nous ajouterons plus spécialement, pour caractériser l'espèce : pieds sporangifères de longueur variable, généralement de 230 $\mu$ longueur, 7 $\mu$ largeur. Sporanges pyriformes; columelle hémisphérique ou légèrement conique vers le sommet, terminée par un, rarement deux prolongements en doigts de gants. Il existe toujours une cloison sous l'apophyse. Sur les exemplaires âgés, on voit, après déhiscence, la membrane de la columelle se replier fréquemment dans l'apophyse et l'ensemble prendre l'aspect d'un entonnoir (fig. 41). La columelle a généralement 23 $\mu$ dans sa plus grande largeur sur 21 $\mu$ de haut. Les spores sont brunes, arrondies, ayant 2 $\mu$ de diam., ou $2,50 \times 2$ $\mu$. Sur des cultures anciennes et desséchées, elles sont contractées en leur milieu, et par suite allongées, d'où il résulte une modification de dimensions. Les zygospores sont brunes, sphériques, de 44 $\mu$ de diamètre au maximum, à exospores recouvertes d'écailles épaisses, imbriquées (fig. 49).

Affinités. — Ce genre se rapproche des genres Circinella et Pirella, par l'existence d'un axe sporangifère à croissance indéfinie, sans rejets à crampons radicifères; c'est une végétation en « guirlande à la manière des lianes ». Il possède, comme ces genres, des zygospores nues. Il en diffère en ce qu'au lieu de présenter une végétation sympodique nette des pieds sporangifères, ceux-ci affectent sur l'axe une disposition verticillée; en ce que ces pieds sporangi-

fères ne sont point recourbés en crosse (circinés) au-dessous du sporange, mais droits, et par la présence d'une apophyse qui manque souvent chez les Circinella.

Par la présence d'une apophyse au sporange et la croissance illimitée d'un véritable axe sporangifère, ce genre se rapproche encore des Rhizopus et, surtout, des Absidia. Il en diffère nettement par l'absence des crampons qui, en se produisant périodiquement et régulièrement le long de l'axe des espèces de ces deux genres, lui donnent l'aspect de stolon. Il se distingue encore des Absidia par des zygospores nues, tandis que, dans ce genre, les œufs sont entourés de filaments produits par les suspenseurs; ce caractère le rapproche au contraire des Rhizopus et Mucor.

D'après l'ensemble de ses caractères, les différences qu'elle présente avec les genres connus, nous avons cru devoir créer pour cette espèce une division nouvelle, ayant la valeur de genre si l'on adopte la classification de M. Van Tieghem, ou seulement de sous-genre si l'on suit la classification allemande de M. Schröter (in *Pflanzenfamilien* de Engler et Prantl, I Theil, 1 Abt., p. 123 et suiv.). Ce genre se place entre les Absidia et Rhizopus d'une part, et les Circinella d'autre part, non loin des Mucor. Nous proposons de l'appeler Mycocladus.

Rappelons l'observation que nous avons faite à propos de la ramification sympodique du *Mucor spinosus*. Comme le dit M. Van Thieghem à propos du *Circinella simplex*, un simple Mucor peut donner un pied sporangifère qui produira par ramification un deuxième pied sporangifère au-dessous de la cloison de son sporange; ce deuxième pied en donnera un troisième par le même processus, et ainsi de suite, la végétation se continuant alternativement à droite et à gauche, on aurait ainsi une fausse apparence de végétation indéfinie. C'est ce qui se passerait pour le *Mucor corymbifer* Cohn (1884, p. 147) et le *M. ramosus* Lindt (1886, p. 275), avec lesquels notre espèce présente certaines ressemblances, mais dont elle s'éloigne indubitablement par le fait de

l'existence d'un axe à végétation indéfinie (non terminé par un sporange), sur lequel se développent les pieds sporangifères normalement verticillés.

Développement — Le mycelium produit un filament dressé, futur axe sporangifère, qui donne bientôt naissance, générale-

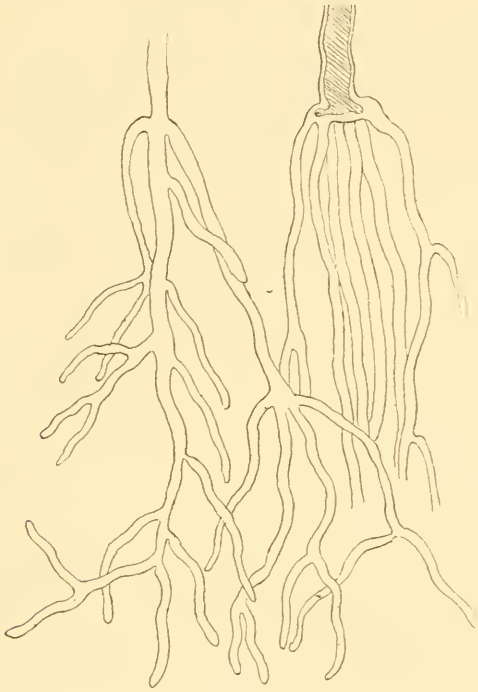


Fig. 40. — Ramification terminale des filaments axiles du *Mycocladus verticillatus*. (Gross. 350.)

ment à son sommet, à 1, mais plus souvent 2, 3 ou 4 rameaux, futurs pieds sporangifères... Simultanément, l'axe qui vient de les produire se prolonge latéralement en continuant sa croissance, pour recommencer indéfiniment ce même processus.

Le filament axile est non cloisonné; il est d'abord hyalin, puis devient brun, tandis que la membrane se cuticularise ;

fréquemment, il se ramifie en un point quelconque de son trajet (fig. 39, *b*), en donnant des filaments qui se comportent comme lui-même. L'ensemble de cette végétation indéfinie atteint facilement plusieurs centimètres de longueur, mais quand les filaments ont atteint une certaine hauteur, ils s'affaissent sur le substratum en vertu de leur poids. Pour observer le développement en longueur du champignon, on pourra se servir d'une boîte en verre, plate, étroite et capable de se maintenir verticalement ; on suspendra le substratum (soit une tranche de pomme de terre), dans l'intérieur du récipient. Après avoir stérilisé ce système, on ensemencera le champignon. Grâce à ce dispositif, il pourra se développer indéfiniment vers le bas, sans être gêné par le fait de son propre poids. La croissance s'arrêtera quand le milieu nutritif sera épuisé. A ce moment les axes sporangifères se divisent en nombreux petits rameaux stériles offrant d'abord la disposition verticillée des rameaux fertiles, puis, bientôt, n'en présentant plus aucune trace. Si cette division se produit au niveau d'une paroi, les filaments s'y attachent et forment de véritables crampons (fig. 39, *b*, et fig. 40).

Fig. 41. — Pieds sporangifères de *Mycocladus verticillatus* sur solution de glucose à 0,1 0/00.

Il peut arriver que les pieds sporangifères développés sur l'axe, qui sont normalement simples, se ramifient à la façon d'un mucor ordinaire, végétation terminée par un sporange (fig. 41), ou émettent un nouvel axe sporangifère (fig. 39, *c*) à croissance illimitée.

Nous allons examiner maintenant, comme nous l'avons fait pour le *Mucor spinosus*, de quelle façon le milieu peut modifier ces caractères.

**Sporanges.**

Température. — Sur un bon milieu nutritif, comme pomme de terre ou liqueur de Raulin, le champignon paraît avoir son optimum de développement vers 30 degrés; il végète encore à 35 degrés, mais tout développement cesse à 40 degrés.

Influence de l'air. — Comme nous l'avons constaté pour le *Mucor spinosus*, comme l'avait déjà montré Klebs pour le

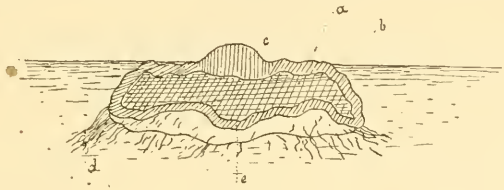



Fig. 42. — Représentation schematique d'une culture ancienne du *Mycocladus verticillatus* dans la liqueur de Raulin : *c*, Sporanges normaux affaissés ; *b*, région des sporanges modifiés ; *a*, mycelium à cellules sphériques, mêlé de sporanges déhiscents ; *d*, mycelium mince et ramifié, souvent terminé par des cellules sphériques (aspect de végétation en levure) ; *e*, stroma formé par un mycelium épais. (Grandeur naturelle.)

*M. racemosus*, la présence de l'air est indispensable pour la formation des sporanges. Ils ne se produisent pas sur liquide de Raulin sous couche d'huile, où se fait seulement une végétation mycélienne. Si l'on submerge de très jeunes sporanges n'ayant point encore différencié leur contenu protoplasmique en spores, ils continuent à évoluer, mais présentent alors une végétation nouvelle ; ils restent à l'état végétatif et donnent lieu à de curieuses proliférations. Voici dans quelles circonstances nous avons le mieux observé cette déformation des sporanges par suite de la station submergée. Le champignon était ensemencé sur liquide de Raulin, dans un matras cylindrique au-dessous du goulot, et présentant dans cette partie une hauteur assez grande pour que le champignon pût s'élever à plusieurs

centimètres sans être gêné. Le développement s'effectuait surtout en hauteur, formant une colonne de faible section, comme si le champignon voulait éviter le contact du liquide. Le développement du mycelium de cette espèce dans un liquide est toujours beaucoup moins considérable que celui que produit le *Mucor spinosus*.

Par suite de ce développement en hauteur et de la faible

Fig. 43. — Végétation du *Mycocladus verticillatus* à l'intérieur d'un liquide. Déformations des sporanges. (Gross. 300.)

portion de mycelium immergé, il y a bientôt rupture d'équilibre entre le poids total du champignon et celui du volume de liquide déplacé, il s'enfonce alors dans la solution.

En disséquant après quelques semaines cette masse ainsi submergée, on peut observer les modifications des sporanges. A la partie supérieure qui est encore à l'air, les sporanges sont normaux (fig. 42, *c* ; fig. 43, *a*). Dans la couche *b* (fig. 42), se trouvent les sporanges modifiés par la végétation dans le liquide; quelques-uns, ceux qui étaient le plus près de cloisonner leur

protoplasma sporaire, renferment dans leur intérieur un petit nombre de grosses spores, comme cela s'observait bien plus fréquemment chez le *Mucor spinosus :* les autres ne forment pas de spores, ils se dilatent énormément (fig. 43, *b)* et sont remplis d'un protoplasma à grosses granulations, quelques-uns émettent des protubérances de forme irrégulière (fig. 43, *c)*, d'autres des filaments très nombreux qui ont une tendance à s'intriquer en boule, comme cela est dessiné (fig. 43, *e)*, ou se renflent une ou pluseurs fois sur leur trajet, en rayonnant par rapport au sporange végétatif (fig. 43, *d)*. En *a* (fig. 42), on reconnaît des sporanges normaux : ce sont ceux qui étaient déjà mûrs au moment de la submersion, ils sont entremêlés d'énormes cellules, très nombreuses, arrondies, renfermant de grosses granulations dans l'intérieur de leur protoplasma (fig. 43, *f)*.

Faut-il attribuer l'absence de sporange, dans les végétations submergées, au manque d'oxygène ou à l'obstacle qu'apporte le milieu liquide à la transpiration ?

Nous avons répété l'expérience que nous avions faite afin de résoudre la même question à propos du *Mucor spinosus*, expérience consistant à entraver la végétation du champignon en le faisant végéter au sein d'une atmosphère saturée d'humidité.

Il s'y est produit aussi un développement abondant et rapide avec sporanges normaux. Dans une atmosphère absolument sèche, le développement était assez faible, il ne s'était produit aucun sporange, la transpiration active n'avait pas favorisé leur formation, et son influence s'est traduite simplement en arrêtant d'assez bonne heure le développement. Nous pensons donc que *le rôle actif de l'air dans la formation des sporanges tient à la présence de l'oxygène.*

Quelle est maintenant l'influence de la composition chimique du substratum, qualité et quantité, de sa concentration ou de sa consistance solide ou liquide ?

Sur les milieux convenables cette mucorinée est remarqua-

ble par la rapidité avec laquelle elle se développe. Ces cultures sur liquide de Raulin, sur mélange à volumes égaux de liquide de Raulin et de jus de pruneau, sur pain, pomme de terre, examinées deux jours après l'ensemencement, recouvraient la totalité de la surface du substratum. Le développement était à peine un peu plus faible sur tranches d'oignon et pomme de terre arrosée d'acide tartrique $\frac{1}{100}$ : la différence était plus sensible sur pain additionné de cet acide en solution à $\frac{5}{100}$.

Le développement maximum que nous ayons observé était atteint sur le mélange de liqueur Raulin et de jus de pruneau : là, après 5 jours, le foisonnement du champignon avait rempli complètement le matras d'Erlenmeyer contenant la culture, bien que la couche liquide eût à peine un centimètre de hauteur. Sur des solutions peu nutritives, comme eau de levure à $\frac{10}{1000}$, liqueur de Raulin sans azote, le développement est faible : le mycelium submergé domine, il se produit des appareils aériens rares et espacés.

Dans liquide de Raulin sans azote, nous avons observé des cas curieux de prolifération de sporanges restés à l'état végétatif (fig. 44) : un premier sporange émettait de nombreux filaments, dont l'un se renflait à son tour comme pour produire un nouveau sporange, mais celui-ci n'arrivait pas plus que celui dont il était issu à se constituer définitivement, il donnait lieu à la même prolifération. Cette déformation devient la règle sur $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0{,}01 + \text{Jus de pruneau } 25}{100}$, où le développement se fait exclusivement dans l'intérieur du liquide. Il y a un effort avorté de la plante vers la production de sporanges[1].

[1] Nous avons constaté pareil phénomène avec le *Rhizopus nigricans* végétant dans un milieu très humide, mais il n'atteignait qu'un petit nombre de sporanges.

Sur glucose à 0,1 et 10/100, la végétation submergée prédomine beaucoup et il y a de rares fructifications aériennes. L'axe sporangifère est très réduit, non cutinisé et, par conséquent, rampant sur le substratum : il produit des pieds sporangifères qui ont une tendance à se ramifier beaucoup et irrégulièrement. La difficulté de reconnaître l'axe à végétation indéfinie pourrait faire prendre ce champignon pour un Mucor (fig. 41).

Fig. 44. — Prolifération des sporanges dont la masse protoplasmique sporigène ne s'est pas cloisonnée.

Ce champignon est plus sensible que le *Mucor spinosus* à l'action des poisons, et ne donne pas de développement, même dans $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,1 + \text{Peptone } 1}{100}$. Dans $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0,05 + \text{Jus de Pruneau } 25}{100}$ il se fait cependant une végétation entièrement submergée donnant lieu à la déformation que nous avons décrite ci-dessus.

Dans des solutions de peptone à 2, 1 et 0,1 pour 1000, on remarque qu'après deux jours le développement est en retard

sur le liquide à $\frac{2}{100}$ et la végétation surtout submergée; ce développement est notablement plus avancé, et aérien sur 1 et 0,1 pour 1000.

Après dix jours, le rapport de l'importance de la végétation dans ces solutions est inverse : sur $\frac{2}{100}$ il s'est produit un foi-

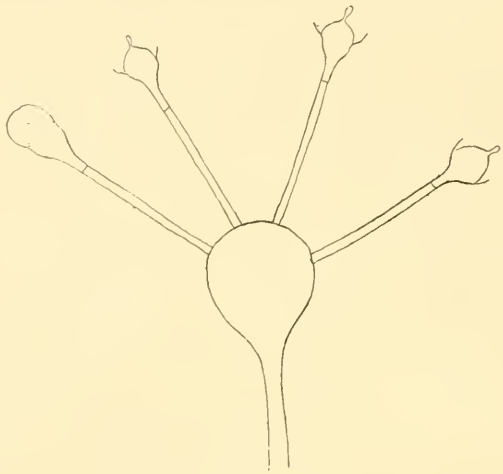


Fig. 45. — Autre cas de prolifération d'un sporange. Observé dans une culture sur pomme de terre, le champignon étant en concurrence vitale avec l'*Aspergillus variabilis*.

sonnement aérien considérable de filaments très ramifiés, et généralement en verticilles qui représentent les axes sporangifères, mais, chose curieuse, aucun des rameaux ne se termine par un sporange.

*Un développement luxuriant, accompagné de stérilité, est un fait que nous avons observé pour plusieurs espèces de champignons, lorsqu'elles végètent sur des solutions assez concentrées de peptone*[1].

[1] Cette culture, examinée deux mois plus tard, comportait des sporanges.

Dans la solution à $\frac{1}{100}$, la végétation aérienne est moins importante, les fructifications rares encore; par contre, le mycelium submergé est très abondant.

Nous avons encore étudié l'influence de la concentration au moyen de solutions de jus de pruneau à $\frac{25}{100}$ additionnées successivement de NaCl à 15, 7,5, 3,7 et 1,8 pour 1000. Cette influence se traduit par un retard très sensible de la germination, la prépondérance du mycelium submergé (exclusif à 15 pour 1000), la diminution de longueur des parties aériennes, l'aspect coralloïde et utriculeux du mycelium, la disposition de plus en plus isolée sur l'axe des pieds sporangifères (au lieu de verticillée).

L'acide tartrique se retrouve ici, avec l'action osmotique remarquable que nous l'avons vu posséder chez le *Mucor spinosus*. Une solution à $\frac{1,5}{100}$ employée seule tue les spores; additionnée de jus de pruneau, elle donne lieu à un développement mycélien submergé assez important ; après quatre ou cinq jours, il possède cette couleur rouge que présentent aussi les mycelium de *Mucor spinosus*, d'*Aspergillus variabilis* et de *Penicillium glaucum* végétant dans les solutions de cette substance. Les fructifications sont peu nombreuses et réduites. Nous signalerons, en passant, le cas de filaments naissant au-dessous de la cloison du pied sporangifère (fig. 46) et venant s'enrouler plus ou moins autour du jeune sporange; nous avons observé plusieurs fois ce fait sans en saisir la signification. Le mycelium offre dans les solutions d'acide tartrique un remarquable gigantisme. Tandis que les extrémités du mycelium, qui est très ramifié, sont minces et pointues, les parties plus anciennes sont d'un calibre qui atteint en moyenne 10 $\mu$ ; les parties encore plus âgées s'étranglent de distance en dis-

Fig. 46.

tance (fig. 47), la cloison s'épaissit beaucoup au niveau des isthmes formés, une séparation s'effectue et, finalement, le mycelium se dissocie en boules volumineuses.

Il se passe ici un phénomème parallèle à celui qui se produisait chez le *Mucor spinosus* dans une solution semblable, mais après une résistance plus grande de la part du champignon. Le mycelium et ces glomérules renferment de grosses goutte-

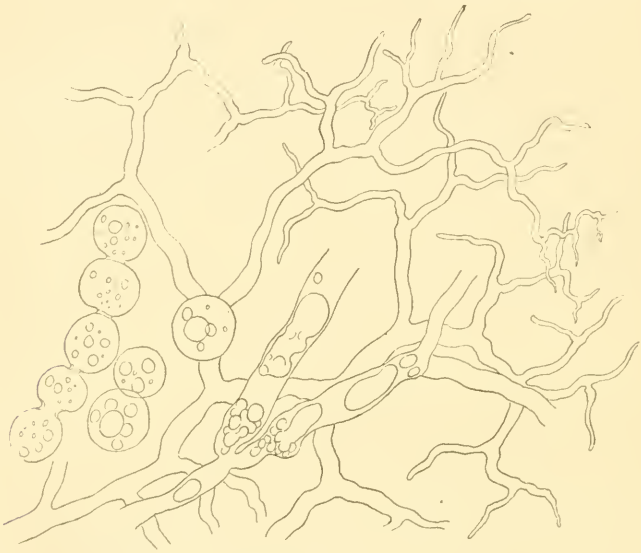


Fig. 47. — Végétation du *Mycocladus verticillatus* sur jus de pruneau additionné d'acide tartrique à 1,5 o/oo. Partie submergée. (Gross. 256.)

lettes d'huile et d'énormes granulations (fig. 47). L'acide tartrique doit pénétrer avec une facilité particulière dans les cellules, et produire leur turgescence par son affinité pour l'eau.

*On observe sur des cultures très anciennes sur liqueur de Raulin des déformations analogues du mycelium, qui tend à se dissocier en boules, et prend l'aspect du mycelium du Mucor spinosus au début de sa végétation en levure* (fig. 48).

Sur milieux solides ou poreux (pierre ponce) imbibés de solutions nutritives additionnées de doses croissantes de NaCl, la concentration produit les mêmes effets qu'en milieu

liquide, mais en les accentuant. C'est ainsi que sur ces substrata arrosés de jus de pruneau additionné d'une solution de NaCl à 15 pour 1000, il ne se fait aucun développement ; que celui-ci est à peine sensible si la quantité de sel n'est que de 7,5, et que, pour la faible dose de 1,8, les fructifications sont encore rares.

L'action de la concentration est exagérée par le substratum poreux, qui retient une partie de l'eau.

*En résumé*, la concentration amène la prédominance de la

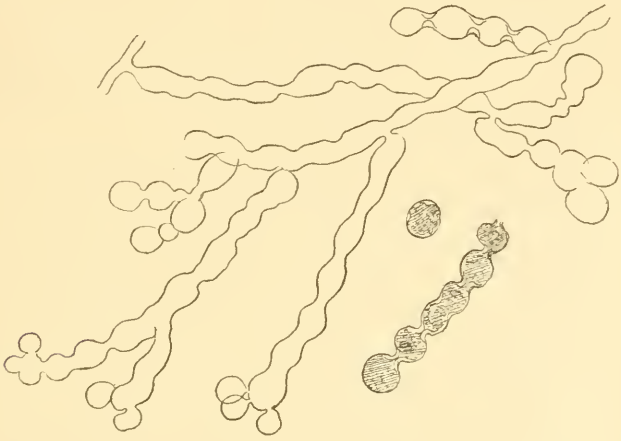


Fig 48. — Mycelium d'une végétation ancienne de *Mycocladus verticillatus*, sur liqueur de Raulin. (Gross. 300.)

végétation submergée (qu'entraîne aussi la pauvreté du milieu en aliments : exemple dans glucose 0,1 pour 1000), la déformation du mycelium qui se dilate irrégulièrement, et quelquefois son cloisonnement et sa dissociation (acide tartrique), la diminution de la longueur des appareils aériens. Ce sont les mêmes résultats que ceux que nous a fournis le *Mucor spinosus*, avec cette différence que le *Mycocladus verticillatus* offre une plus grande résistance à cet agent.

### Zygospores.

Nous avons rencontré les œufs de cette Mucorinée (fig. 49) dans une culture de la forme stérile du *Botrytis cinerea* (toile), où le développement des deux champignons s'était effectué parallèlement avec intrication des filaments. Cette culture était âgée de quinze mois et les œufs y étaient extrêmement abondants.

Les zygospores ont un diamètre de 44 μ au maximum : l'épispore est d'une couleur foncée, brun café, et recouverte d'écailles courtes, épaisses, terminées en pointe plus ou moins tronquée à l'extrémité.

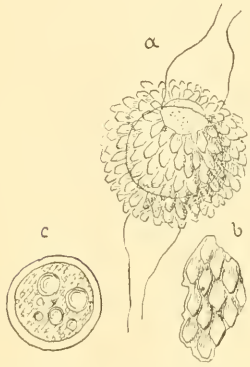


Fig. 49. — Zygospores de *Mycocladus verticillatus*.

Lorsqu'on les écrase sous la lamelle, l'exospore se déchire et laisse voir l'endospose, cellulosique, hyaline, assez épaisse, enfermant un protoplasma riche en grosses gouttelettes huileuses. Nous n'avons pas assisté au développement de ces zygospores, mais en les examinant à l'état adulte, on voit que les suspenseurs, insérés aux pôles de ces organes, ne portent aucun appendice (fig. 49).

Les botanistes sont très divisés sur les conditions de production de ces appareils de la reproduction sexuée, qu'il est presque toujours fort difficile d'obtenir.

Pour M. Brefeld (1875, *Sitz.*, p. 849), la formation des zygospores dépend de conditions internes encore inconnues, et c'est au hasard seul qu'il faut s'en rapporter pour leur découverte. La classification des Mucorinées devra donc être basée uniquement sur les caractères de l'appareil asexué. Pour M. Van Tieghem (3e mém., p. 322), au contraire, leur production dépend uniquement des conditions de milieu ; de ses

expériences sur le *Sporodinia grandis* il conclut, en effet, que pour des plantes abondamment nourries, c'est l'appauvrissement de l'atmosphère en oxygène et le ralentissement qui en résulte dans la combustion respiratoire qui déterminent l'apparition de zygospores et azygospores. Dans des conditions normales de nutrition et de respiration, la plante se multiplie, mais quand la pression de l'oxygène dans l'atmosphère arrive à descendre au-dessous d'une certaine valeur, « qu'il serait important de déterminer avec précision », la plante supposée encore abondamment pourvue de protoplasma ne peut plus former de sporanges, elle consacre tout son effort à produire des zygospores : elle se « conserve ». L'oxygène étant un des éléments constituants du milieu nutritif nécessaires à la vie, le même résultat doit être aussi amené par la diminution en deçà d'une certaine limite de l'un quelconque des autres éléments essentiels du milieu. On voit quel rôle important joue le milieu nutritif, d'après M. Van Tieghem.

Les éléments du milieu nutritif donnent lieu à considérer : 1° l'air (oxygène à 1/5 d'atmosphère); 2° l'eau, et 3° l'ensemble des matériaux solubles qui sont les aliments proprement dits. Si 1 diminue trop, bien que 2 et 3 soient en quantité suffisante, il se formera des zygospores (Sporodinia, Rhizopus) ; si 2 diminue, malgré l'abondance de 1 et de 3, il y aura encore production de zygospores (Communication de M. Cornu à la Soc. bot., 14 janvier 1876); si 3 diminue sans que changent 1 et 2, il se formera encore des zygospores ; c'est le cas du *Sporodinia grandis*, normalement parasite, cultivé en saprophyte. M. Van Tieghem ajoute prudemment que cette analyse ne suffit pas, qu'il faudra préciser davantage et chercher à déterminer dans chaque cas particulier le genre d'appauvrissement qui se montrera le plus efficace. « Tout au moins voit-on par là s'ouvrir aux recherches une voie rationnelle, et ce n'est peut-être pas le moment de jeter un cri désespéré en déclarant qu'il faut s'en remettre au hasard pour la découverte des zygospores. » (Van Tieghem, 1876, p. 248.)

Pour M. Bainier (1883 et 1884), il faut une nourriture abondante pour que se produisent les œufs, tandis que « toutes les fois que la plante trouve une nourriture chétive, elle produit des sporanges ». De plus, les Mucorinées ne peuvent donner des œufs qu'en nombre *extrêmement petit*, à cause de la disproportion existant en général entre les dimensions des filaments et celles de la zygospore formée. Nous ferons observer cependant qu'ils s'étaient produits en nombre énorme dans notre culture sur Toile, peut-être parce que le Mycocladus empruntait des supports dans les filaments du Botrytis. Quant à l'humidité, M. Bainier pense qu'il n'y a rien de général, mais seulement des préférences suivant les espèces. Cet auteur confirme ses idées au moyen d'expériences « faciles à réaliser », et obtient les zygospores d'un certain nombre d'espèces.

Plus tard, M. Van Tieghem (1891, t. II, p. 1076) constate l'incertitude qui plane toujours sur la formation des zygospores, lesquelles se produisent dans des conditions différentes de celles qui provoquent la formation des spores et des conidies, « sans qu'on sache encore dans chaque cas particulier préciser exactement cette différence. Autant les premières se trouvent fréquemment réalisées, autant les secondes paraissent rares. » M. Van Tieghem maintient donc ce qu'il avait dit dans son grand travail sur les Mucorinées : « D'une façon générale, on peut dire que pour amener une thalle de Mucorinées à former des œufs, il faut, après quelque temps d'une croissance vigoureuse, en gêner le développement ... On y parvient, suivant les cas, par l'étouffement, par la dessiccation ou par le refroidissement. »

Récemment, M. Klebs (1898), dont nous avons déjà souvent cité les belles recherches, a choisi le *Sporodinia grandis* comme étant un très favorable objet pour l'étude de l'influence des conditions extérieures sur la reproduction. Ce champignon produisant facilement zygospores et sporanges, il devait être relativement aisé d'opérer la dissociation des conditions qui président à la formation de l'un ou de l'autre. Il dit d'abord

que cette espèce n'est point parasite sur le chapeau des Hyménomycètes, mais saprophyte, et qu'elle se laisse facilement cultiver sur des milieux nutritifs. Après avoir rendu hommage à M. Van Tieghem, qui a nettement établi que l'apparition de tel ou tel mode de reproduction chez les Mucorinées est liée aux conditions extérieures, il paraît être en désaccord avec lui sur plusieurs points. Il n'attribue point une importance grande à la présence de l'oxygène de l'air, mais au contraire à la tension de la vapeur d'eau. Un air sec au-dessus du substratum nutritif favorise une évaporation active par le champignon et provoque l'apparition des sporanges. Ce résultat est analogue à celui qu'obtenait ce savant en opérant sur l'*Eurotium herbariorum*. Au contraire, l'air humide gêne la transpiration et favorise la formation des zygospores. Il réalise une expérience très simple. Une culture du Sporodinia sur tranche de carotte, par exemple, est maintenue dans un récipient de verre qui sera laissé d'abord ouvert, puis fermé : tant que la boîte est ouverte, il se produit des sporanges; recouverte, il se forme des zygospores. Il établit par des recherches quantitatives que l'oxygène n'a pas d'influence. Dans un air relativement humide (à 70 pour 100), on aurait seulement des zygospores, et s'il est relativement sec (45-65 pour 100), il se produirait seulement des sporanges.

Cette influence de l'humidité de l'air et de la transpiration ne peut se faire sentir, naturellement, que si le sol nutritif est capable, par sa qualité chimique, de donner les deux formes de fruits, soit : carotte, agar, jus de pruneau, pain. Il faut donc encore tenir compte de la composition chimique du substratum. La température et la lumière n'interviennent que comme facteurs de deuxième ordre, en ce qu'elles gênent ou favorisent la transpiration.

Dans les expériences que nous avons faites afin de reconnaître l'influence de l'état hygrométrique de l'atmosphère sur la production des sporanges, chez le *Mucor spinosus* comme chez le *Mycocladus verticillatus*, nous n'avons observé la for-

mation des zygospores, ni dans l'air très humide, ni dans l'air sec, même après sept ou huit semaines. Dans l'air très humide (évaporation entravée) se produisaient abondamment des sporanges, à l'encontre de ce qui s'est produit pour le *Sporodinia grandis*, et pas de zygotes.

Les zygospores que nous avons observées sur la culture de « toile » s'étaient produites, après un temps très long, sur un milieu nutritif épuisé par une abondante végétation, et à peu près complètement desséché.

---

## V

### *ACROSTALAGMUS* Corda *(Ic. fung.*, II, p. 15)
### *CLONOSTACHYS* Corda *(Prachtfl.*, t. XV)

ÉTUDE DU *CLONOSTACHYS CANDIDA* Harz
*(Hyph.*, p. 28, t IV, fig. 4 et Sacc., t. IV, p. 165.)

Nous avons rencontré plusieurs fois cette espèce sur des cultures de la forme stérile du *Botrytis cinerea* (Toile) sur différents milieux, entre autres, sur pomme de terre. Le fait de la présence de ce champignon sur la Toile est assez fréquent pour que quelques auteurs aient admis qu'il en était la fructification ; nous nous sommes assuré qu'il n'y avait simplement là qu'un cas de parasitisme. Nous avons encore trouvé cette espèce plusieurs fois dans la nature sur des débris de plantes pourrissantes et, en très grande abondance, sur des fruits de *Gleditschia triacanthos* qui avaient été enfermés dans un bocal comme échantillons de collection. Dans tous ces cas, la forme Clonostachys, très nette, était associée à une autre forme que l'on a décrite comme faisant partie d'un genre distinct, sous le nom d'Acrostalagmus (Corda : *Icon. fung.*, II, p. 15).

En étudiant le développement du Clonostachys et en le cultivant sur différents milieux, nous avons pu reconnaître que non seulement ces deux formes ne font point partie de deux genres distincts, mais encore qu'elles constituent une seule entité spécifique. Nous avons vu de plus, que l'apparition et le maintien de chacune de ces formes est sous la dépendance étroite

du milieu, et que, dans des conditions nettement tranchées, on pouvait avoir l'une ou l'autre à l'état pur. Cependant, beaucoup de milieux ne présentant pas à un assez haut degré l'influence déterminante de l'une ou l'autre forme, on observe souvent le mélange des deux avec une fréquente prédominance de l'une d'elle.

Fig. 50. — Végétation provenant de la germination de spores du Clonostachys. Culture cellulaire sur liqueur de Raulin. (Gross. 366.)

Voici la diagnose de Harz (*Hyph.*, p. 28, t. IV, fig. 4) : Cœspitulis minutis albis ; hyphis fertilibus erectis, parce septatis, dendroideo-ramosis ; ramis suboppositis, apice verticillato-trifidis, acutis ; conidiis ovoideis ad apicem ramulorun tetrasticho spicatis, 5 μ diam., hyalinis.

Cette diagnose ne peut s'appliquer qu'à un état très évolué de cette espèce, tel qu'on le trouvera sur milieu convenant particulièrement à la nutrition du champignon, soit, par exemple, des débris de plantes en décomposition : carotte, pomme de terre, etc., etc.

La diagnose suivante pourrait convenir à toutes les formes qu'est susceptible de prendre notre Clonostachys, formes qui ne sont souvent que transitoires, mais qui peuvent également être fixées sur certains milieux.

Mycelium rampant cloisonné, filament fructifère dressé de 2-5 μ d'épaisseur, portant à sa partie supérieure un ou plusieurs étages de rameaux verticillés;

ces rameaux sont ou bien simples ou peu ramifiés, à peu près égaux de la base au sommet : c'est l'état *Stachylidium* (fig. 51); ou bien ces rameaux primaires se ramifient à leur tour en donnant chacun un verticille d'ordre secondaire, et alors les branches de ce verticille pourront produire encore des rameaux de troisième ordre, etc. : l'ensemble de l'arbuscule prendra une forme conique. Les extrémités des ramifica-

Fig. 51. — Forme Stachylidium du Clonostachys Acrostalagmus Stachylidium. (Gross. 350.)

tions ultimes sont toujours terminées par des massifs en boule de spores, lesquelles restent agglomérées à l'air par suite de la gélification de leur membrane dans sa partie périphérique. Le diamètre de ces boules sporifères est peu constant allant de 9-10 μ à 20-30 μ; ces boules sont souvent confluentes et présentent une tendance à l'allongement. Les spores sont en général elliptiques oblongues, hyalines [état *Acrostalagmus (albus ?)*].

Enfin, parfois, les ramifications de la base s'allongent beaucoup plus que dans le cas précédent, et l'arbuscule prend un

aspect corymbiforme (fig. 52). Le degré des ramifications ultimes est plus élevé que dans la forme précédente, et ces ramifications sont plus courtes ; elles sont terminées par des masses de spores agglutinées et plus ou moins allongées, avec des traces d'une orientation régulière de ces spores qui peuvent enfin être disposées en épis sur quatre rangées aux extrémités des dernières ramifications. Les spores sont allongées, hyalines, ayant généralement 5 μ long × 3,5 larg. ; elles sont parfois plus longues et peuvent atteindre 9-16 μ × 3,5 μ.

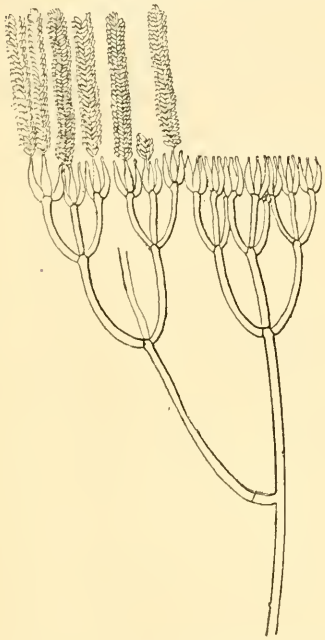


Fig. 52. — Forme Clonostachys type.

La continuité organique que l'on observe fréquemment sur certains milieux entre les deux formes Clonostachys et Acrostalagmus, ne saurait laisser subsister aucun doute sur leur identité (fig. 53 et 54).

La forme Acrostalagmus en question correspond assez bien à l'*Acrostalagmus albus* de Preuss (in *Linnæa*, 1851, XXIV, p. 126), de Penzig (*F. agrum*, n. 110) et de Saccardo (in *Sylloge*, IV, p. 163).

Il existe cependant une différence dans la dimension des spores, qui ont dans cette espèce 3,3-3,4 μ × 1-1,5 μ. Mais les dimensions des spores de ces formes ne sont point fixes du tout, et si les dimensions du Clonostachys sont en général 5 μ × 3,5, elles peuvent aussi osciller entre 1,5-2-3,5 μ = 4-6-9-16 μ. Quand les deux formes coexistent sur le même milieu ou sur le même pied, il est facile de voir que les dimensions des spores composant les boules sporifères sont les mêmes que celles des spores qui entrent dans la composition des épis.

Développement. — Pour suivre le développement complet, on peut prendre des spores dans une culture faite sur un milieu qui ne peut donner que la forme Acrostalagmus tel que glucose à 10 ou 20 pour 1000. On les ensemencera sur un substratum, tel que carotte, capable d'amener leur évolution jusqu'à l'état Clonostachys; de cette façon on aura sous les yeux la série des modifications qui permettent de passer d'une forme à l'autre.

Un rameau fertile dressé, cloisonné, émet d'abord un verticille terminal de ramifications; au-dessous naissent successivement une série de branches qui formeront un autre verticille : les extrémités de ces rameaux produisent des spores qui gélifient la portion externe de leur membrane et restent de cette façon accolées entre elles. Si les choses demeuraient dans cet état, et cela se produit sur certains milieux, on aurait ces Acrostalagmus très simples décrits par Link *(Observ.* I, p. 23) sous le nom générique de *Stachylidium* (fig. 51). Ils sont caractérisés surtout par la présence de verticilles simples et égaux. Mais la complication continue, les rameaux des verticilles I (fig. 53) se cloisonnent au-dessus de la moitié de leur longueur, puis il pousse à ce niveau un premier rameau, puis un second et d'autres; ils formeront ainsi un nouveau verticille analogue à ceux qui terminent l'arbuscule II (voir aussi la partie droite de la figure 54). En même temps, les ramifications du verticille B s'allongent, se cloisonnent et donnent de la même façon naissance à un nouveau verticille, les branches de celui-ci pourront à leur tour donner des rameaux verticillés qui porteront les masses sporifères. Ces verticilles ultimes seront venus se ranger au même niveau que ceux qui proviennent de A. C'est ainsi que l'arbuscule qui avait d'abord une apparence plus ou moins cylindrique ou conique devient corymbiforme (fig. 53, II).

Il est assez malaisé d'étudier la constitution et la forme des massifs sporifères; dès que l'arbuscule est plongé dans l'eau et même dans la glycérine étendue ou l'acide lactique, elles se dissocient : les spores se répandent dans le liquide et l'on n'a

plus que les extrémités des ramifications, sur lesquelles on n'observe pas les petites saillies que dessine Corda chez

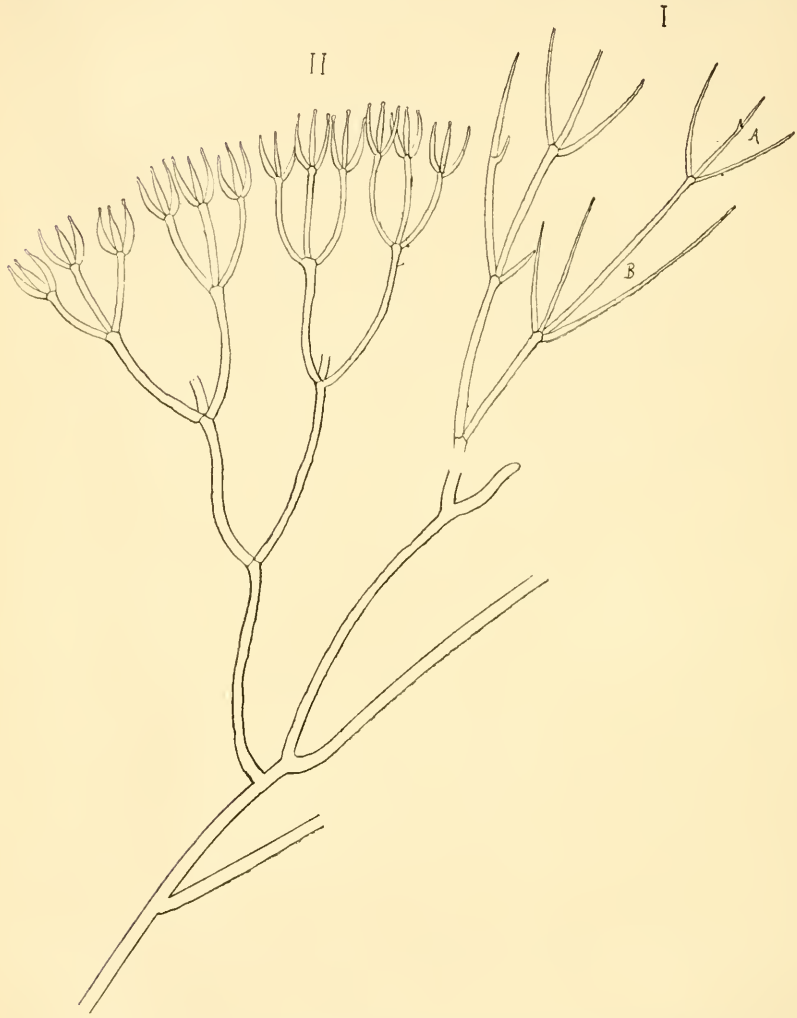



Fig. 53. — Clonostachys (II) et passage de la forme Acrostalagmus à la forme Clonostachys (II). Observé sur un même filament (Gross. 320).

l'*Acrostalagmus cinnabarinus* (Icon., pl. X, fig. 66), destinées, suivant lui, à supporter les spores les plus jeunes. Le meilleur moyen pour observer les spores en place est de plonger les

arbuscules dans l'alcool absolu, et de les observer ensuite dans la glycérine pure ou dans la glycérine gélatinée. Il arrive aussi que, chez les pieds sporifères qui proviennent de cultures très anciennes et très sèches, les masses sporifères ne se dissocient

Fig. 54. — Forme de transition entre les états Clonostachys et Acrostalagmus. (Gross. 366.)

point lorsqu'on les observe dans l'acide lactique. On sait que les spores, au fur et à mesure de leur production, gélifient la partie périphérique de leur membrane, se trouvent bientôt plongées dans une gouttelette arrondie, et que c'est ce mucilage qui se dissout instantanément dans l'eau.

On constate que ces boules, chez les formes Acrostalagmus

nettes, sont de faibles dimensions, une dizaine de $\mu$ de diamètre en moyenne, mais cette dimension varie beaucoup. Dans les formes de transition elles atteignent des dimensions souvent beaucoup plus considérables, soit 10 à 20 $\mu$; de plus, à mesure que la dimension s'accroît, il se produit une tendance à l'allongement en hauteur et à l'orientation des spores, dont quelques-unes se superposent en colonnes parallèles. A mesure que les ramifications deviennent plus nombreuses et, par conséquent, plus serrées, les boules sporifères comprimées sont coalescentes (fig. 54). Enfin se produisent les formes plus évoluées : la compression des masses sporifères a achevé son œuvre, les spores sont disposées en longs épis sur quatre ou un plus grand nombre de rangées. Les spores, à mesure qu'elles se produisent, se placent au-dessous des précédentes et s'empilent ainsi en plusieurs séries; elles sont toujours maintenues accolées les unes aux autres par le mucilage résultant de la gélification de la partie périphérique de leur membrane, mais il faut noter qu'il n'existe point de filament axile dans les épis fructifères. Ceux-ci atteignent parfois une longueur considérable, 90 $\mu$ et plus, et sont distincts à l'œil nu.

Recherchons maintenant quelle est l'influence du milieu sur cette espèce et comment l'on pourra obtenir l'une ou l'autre de ses formes.

L'optimum de température pour le développement semble compris entre 20 et 25 degrés centigrades.

Le développement s'effectue encore vers 30 degrés, mais il est déjà ralenti, et si le champignon n'est pas tué à 35 degrés, il ne s'accroît du moins presque plus à cette température. A 40 degrés, il ne se fait aucun développement.

La germination s'effectue en moins de vingt-quatre heures sur jus de pruneau, liqueur de Raulin, solutions de peptone de 2 à 0,1 pour 100, eau de levure à 1 pour 100 et différents milieux solides : pomme de terre, tranches d'oignon, etc. Elle est plus faible sur pain et dextrine.

La concentration des solutions retarde la germination; elle

l'entrave même complètement à partir d'une certaine limite.

| | | 2 jours | 6 jours | 25 jours |
|---|---|---|---|---|
| | | — | — | — |
| Jus de pruneau additionné de NaCl. . | 1,5 | 0 | 0 | 0 |
| — — — . . | 7,5 | 0 | 0 | + |
| — — — . . | 3,7 | 0 | + | ++ |
| — — — . . | 1,8 | 0 | + | +++ |

Sur solution de peptone à 2, 1 et 0,1 pour 100, les différences de concentration ne sont pas assez grandes pour produire des différences bien sensibles dans le développement, qui est déjà fort avancé sur chacune d'elle après deux jours.

L'addition de substances toxiques retarde également la germination. Elle ne s'effectue qu'après quatre ou cinq jours sur $\frac{\text{Sulfate de zinc } 0{,}01 + \text{Peptone } 1}{100}$, cinq ou six jours sur $\frac{\text{S. de z. } 1 + \text{P. } 1}{100}$, sept jours sur $\frac{\text{S. de c. } 0{,}05 + \text{Jus pr. } 12{,}5}{100}$ et huit à neuf jours avec $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0{,}1 + \text{Peptone } 1}{100}$.

Ce retard dans la germination est diminué selon les qualités des substances nutritives qui sont mises en concurrence, selon la concentration de ces substances ou leur mélange avec des matières toxiques : ainsi, des tranches de pomme de terre ou de pain arrosées avec les solutions ci-dessus, donnaient quand même un développement fort abondant.

Sur solution de tartrate d'ammoniaque, sol nutritif incomplet et assez fortement concentré, la germination est retardée et s'effectue seulement après quatre ou cinq jours.

Mais qualité et concentration du substratum influent non seulement sur le temps nécessaire à la germination mais encore sur la forme du champignon.

Nous allons étudier quelles formes on peut obtenir sur des milieux de compositions chimiques différentes mais nettement définies. Nous verrons ensuite quelles modifications résultent

encore des changements de concentration ou de structure de ces milieux.

Sur liquide de Raulin, on obtient un très beau développement de la variété Clonostachys corymbiforme. Si après avoir fait l'ensemencement sur ce liquide on ferme le flacon d'Erlenmeyer servant à l'expérience, en coulant de la paraffine sur le tampon d'ouate, et qu'on l'observe quinze jours après, on constatera que la forme Acrostalagmus domine au contraire : elle est représentée par des Acrostalagmus très allongés. Il y a aussi des formes de passage au Clonostachys assez fréquentes.

Sur bouillon de viande, le développement est très abondant et a vite envahi toute la surface du liquide en flacon d'Erlenmeyer, mais il conserve, même après quinze jours, l'aspect d'un duvet blanc assez serré au lieu d'être pulvérulent, comme cela a lieu généralement sur les autres milieux où se produisent des ramifications. C'est qu'ici les parties aériennes ramifiées, qui devraient porter les spores, demeurent complètement stériles (les fructifications n'apparaissent que beaucoup plus tard, un mois après environ). Cette stérilité, malgré un abondant développement, se retrouve encore dans les cultures sur bouillon de viande avec gélatine. Nous avons constaté ce même fait pour d'autres champignons, à savoir qu'un substratum exclusivement azoté ou contenant l'azote organique en proportion assez forte, donne lieu à un abondant développement du champignon, mais que celui-ci reste à l'état végétatif. Nous avons aussi retrouvé cette influence dans des cultures sur solution de peptone. Les expériences suivantes, faites en employant des doses croissantes de peptone, montrent qu'il est bien nécessaire qu'il existe surabondance de la substance azotée pour que le champignon se maintienne à l'état stérile. Dans la solution à $\frac{0,1}{100}$ il se produit un développement qui est surtout aérien, d'aspect court et pulvérulent, les fructifications sont exclusivement de la forme Clonostachys, dont les éléments

sont courts et épais. A $\frac{1}{100}$ la culture est plus abondante et l'aspect déjà plus flou, grâce à la présence de filaments aériens. A côté de Clonostachys ordinaires, on voit de nombreux appareils fructifères avortés, dont les ramifications se sont allongées d'une façon indéterminée sans produire aucunement de spores. C'est un état de passage à la végétation complètement stérile que l'on observera sur peptone à $\frac{2}{100}$. Le développement total, aérien et submergé, y est plus abondant que sur les solutions précédentes. On peut encore reconnaître la disposition des ramifications des pieds fructifères, mais elles sont indéfiniment prolongées et fréquemment appliquées les unes contre les autres en colonne ; il y a une tendance à la fasciation. On obtient encore ces formes stériles sur pomme de terre arrosée avec peptone $\frac{1}{100}$ et, aussi, sur ce substratum arrosé avec $\frac{\text{Pept. } 1 + \text{NaCl } 7{,}5}{100}$ ; avec $\frac{\text{Pept. } 1 + \text{NaCl } 10}{100}$ le développement total est moins abondant, la nutrition gênée, et à côté de la forme modifiée réapparaissent bientôt les fructifications ordinaires.

*En résumé*, cette prolifération végétative des pieds fructifères se produit dans les milieux assez nutritifs où il y a surabondance d'aliment azoté organique ; elle est toujours concomitante d'un développement total considérable, et disparaît dès que l'assimilation est gênée par l'addition de substances agissant par leur concentration ou leur toxicité.

Nous avons voulu voir si cette forme modifiée était susceptible de fixation, comme cela se produit pour une forme stérile du *Botrytis cinerea*. Le mycelium de cette culture, ensemencé sur carotte ou pomme de terre, a donné après quelque temps les formes Clonostachys et Acrostalagmus habituelles à ces milieux ; il n'y avait donc pas eu, ou il ne s'était produit qu'un faible commencement de fixation. Mais nous

avons constaté à propos du *Botrytis cinerea* que les conditions de fixation de la forme stérile sont complexes; que si une seule vient à faire défaut, la modification pourra quand même se réaliser, mais qu'elle ne sera point fixée. Peut-être la forme stérile du Clonostachys est-elle dans le même cas ; il s'agirait de réunir *toutes* les conditions nécessaires à sa fixation pour pouvoir se prononcer sainement dans le cas présent.

Sur eau de levure $\frac{100}{1000}$, la végétation est assez abondante, les pieds fructifères sont cependant suffisamment espacés pour laisser entrevoir le substratum. Les fructifications sont bien distinctes et curieusement modifiées. Elles présentent les caractères de celles que nous avons vues sur solutions faibles de peptone, mais fort exagérés.

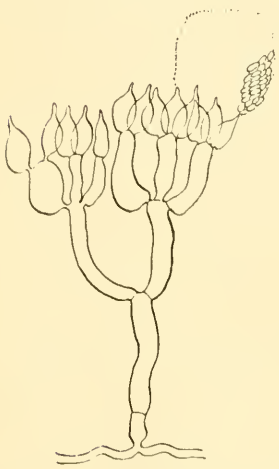


Fig. 55. — Appareil conidien du Clonostachys végétant dans eau de levure à 100/1000. (Gross. 256.)

Les fructifications sont celles de Clonostachys trapus, dont toutes les parties sont extraordinairement renflées et dilatées et présentent l'aspect de la fig. 55. Les masses sporifères sont allongées, irrégulières. Les spores sont le plus souvent arrangées d'une façon quelconque; cependant, il y a tendance à l'orientation, et l'on en trouve quelquefois un certain nombre régulièrement superposées.

Sur tartrate d'ammoniaque à 5 pour 100, la végétation consiste presque entièrement en un mycelium submergé. On retrouve ici le fait que nous avons signalé pour les autres espèces végétant dans des solutions incomplètement nutritives ou trop concentrées. Ce mycelium est de forte taille, très irrégulier de forme et souvent réuni en paquet; son contenu est alors particulièrement dense et réfringent.

Sur lait se produit une végétation abondante, mais les fructi-

fications sont rares, généralement du type Acrostalagmus avec quelques formes de passage au Clonostachys.

Sur jus de pruneau à $\frac{25}{100}$ le développement se fait bien; de plus, les filaments mycéliens produisent des ramifications qui, au lieu de s'écarter en divergeant, restent accolées les unes aux autres par 2, 3 ou 4 : c'est une tendance à la fasciation qui commence à se manifester. Elle s'accentue énormément sur un mélange à volumes égaux de jus de pruneau et de liqueur de Raulin, où le développement est des plus abondants après deux ou trois jours de culture. Examinée vingt jours après l'ensemencement, toute la surface de la culture était recouverte d'une véritable *forme agrégée* (fig. 56,I) : les filaments mycéliens se sont réunis en grand nombre, en colonnes épaisses sur le sommet desquelles s'épanouissent les pieds fructifères constitués par de beaux Clonostachys.

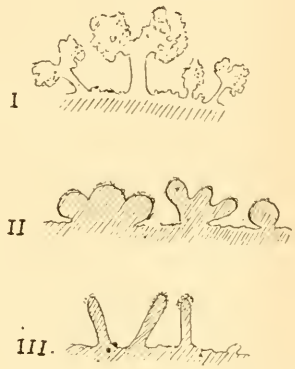



Fig. 56. — Formes agrégées de Clonostachys : I sur jus de pruneau additionné de liqueur de Raulin ; II et III sur pomme de terre. Les filaments agrégés constituent un stroma de forme cylindrique ou mamelonnée. (Grandeur naturelle.)

Ces arbuscules agrégés sont de formes assez variables et peuvent atteindre jusqu'à 1 centimètre de hauteur. Ce mode de végétation ne se réalise que dans les conditions d'une très bonne nutrition. Il s'en produit encore sur carotte ou sur pomme de terre, mais là, le mycelium, non seulement agrège ses filaments comme nous venons de le voir, mais les intrique en un pseudo-parenchyme qui constitue un stroma dur et épais se présentant sous la forme de colonnettes de 2 à 3 milimètres de hauteur, quelquefois réunies en mamelons irréguliers atteignant jusqu'à 1 centimètre de diamètre (fig, 56, II et III). En coupe, ces productions se présentent avec l'as-

pect d'un parenchyme dont les cellules sont remplies de gouttelettes huileuses. Au sommet se dressent les pieds fructifères qui, sur pomme de terre, sont le plus souvent d'une forme *Acrostalagmus* très ramifiée et plus ou moins en corymbe

Fig. 57. — Forme agrégée du Clonostachys. (Gross. 256.)

(fig. 57); plus bas, c'est-à-dire dans des parties plus anciennes, les formes Clonostachys sont de plus en plus abondantes.

Les tranches de carotte forment le milieu le plus convenable pour la production de la forme Clonostachys nette avec longs épis sporifères ; les Acrostalagmus sont très rares sur ce milieu, et toujours très ramifiés et corymbiformes. C'est sur pomme de terre qu'on peut observer les formes les plus frap-

pantes : très souvent se voient sur un même pied la ramification Clonostachys et celle Acrostalagmus.

Sur empois d'amidon, de consistance solide, on n'observe jamais que la forme Acrostalagmus très simplifiée ; le mycelium est, là, fréquemment enroulé sur lui-même et les ramifications du pied fructifère unilatérales (fig. 58, *d*).

Sur glucose à 10 ou 20 pour 1000 les ramifications unilatérales et très simples dominent. Ces formes, ensemencées sur carotte, ne produisent pas immédiatement les Clonostachys propres à

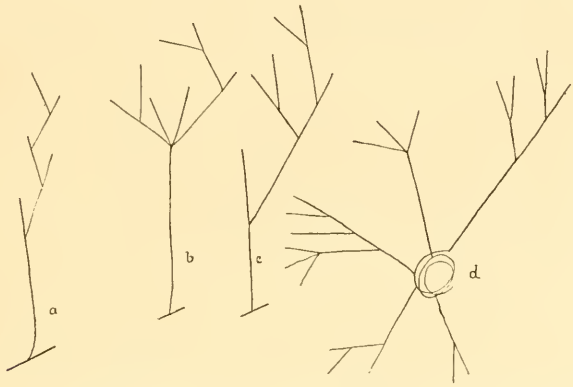



Fig. 58. — Ramification du Clonostachys en milieu peu nutritif.

ce milieu ; ces formes ne se réalisent qu'après une période plus ou moins longue d'adaptation, pendant laquelle on voit, à côté de formes d'Acrostalagmus très simples, d'autres plus richement ramifiées, puis des Clonostachys malingres et trapus, et enfin la forme définitive habituelle à ce milieu, qui s'y maintient dès lors constamment.

Sur différentes solutions de tanin on a encore exclusivement des Acrostalagmus très simples, offrant aussi parfois une ramification unilatérale (fig. 58, *c*). Le mycelium a l'aspect toruleux que présentent beaucoup de champignons végétant dans les solutions de cette substance. Sur dextrine de consistance solide, le développement est très faible, et le mycelium a un aspect coralloïde remarquable (fig. 59).

On obtient encore de curieuses déformations en faisant agir sur le champignon des substances toxiques, comme les sulfates de cuivre et de zinc, en présence de matières nutritives. Avec une solution de $\frac{\text{Sul. de cuivre } 0{,}05 + \text{Jus de pruneau } 25}{100}$, il ne se produit qu'un mycelium complètement submergé et affectant la disposition en boule. Il n'y a pas de germination dans $\frac{\text{Sulfate de cuivre } 0{,}5 + \text{Jus de pruneau } 25}{100}$. Il n'en est pas de même si l'on utilise la peptone à $\frac{1}{100}$ au lieu du jus de

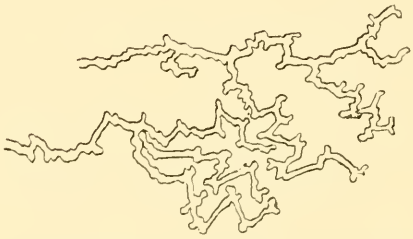


Fig. 59. — Mycelium du Clonostachys végétant sur dextrine à consistance pâteuse. (Gross. 320.)

pruneau; avec 0,1 pour 100 de sulfate de cuivre, la germination est très retardée et ne commence à s'effectuer qu'après dix ou quinze jours. Si l'on examine la culture deux mois après l'ensemencement, on constate un développement assez abondant, mais les fructifications aériennes sont le plus souvent réduites à un filament dressé, terminé par un petit nombre de spores, quelquefois une seule, comme chez les Acremonium. A côté de cela se trouvent un grand nombre de pieds fructifères affectant une forme en étoile (fig. 60); leur nombre va croissant avec l'âge de la culture. Les premiers produits sont aériens, puis on en rencontre un grand nombre dans le liquide; ils y prolongent souvent les branches de l'étoile d'une façon indéfinie ; c'est encore un mode de passage à une forme stérile submergée.

Si l'on ajoute à la solution de peptone à $\frac{1}{100}$ du sulfate de zinc à $\frac{0,1}{100}$, on constate qu'à cette dose, cette substance ne gêne point le développement du champignon, qui fructifie en beaux Clonostachys accompagnés quelquefois d'Acrosta-

Fig. 60. — Culture du Clonostachys sur solution de $\frac{\text{sulfate de cuivre } 0,1 + \text{peptone } 1}{100}$ (Gross. 320.)

lagmus très ramifiés. Avec sulfate de zinc à $\frac{1}{100}$ la germination est retardée de plusieurs jours, puis se produit un développement mycélien abondant, avec disposition en boule qui donne à la culture un aspect caractéristique.

On obtient, par le fait de la concentration, des déformations analogues à celles qui se produisent dans les solutions de sulfate de cuivre, avec la même tendance de passage à la forme stérile. Sur jus de pruneau additionné de NaCl $\frac{1,8}{100}$, au lieu de la forme Clonostachys normale, que l'on aurait sur jus

de pruneau seul, se développent beaucoup d'Acrostalagmus très simples, des formes de transition, et quelques Clonostachys constituant des arbuscules coniques. Avec 3,7 pour 100 de NaCl, le développement total est un peu moins abondant et la quantité de mycelium submergé augmente. C'est sur une solution à 7,5 pour 100 qu'apparaissent les déformations des pieds fructifères ; la masse submergée est toujours très importante. Les parties superficielles constituent des îlots restreints dont le mycelium, feutré en stroma consistant, se bombe à la surface du liquide ou s'arc-boute contre les parois comme pour présenter le moins de contact possible avec le substratum. A la surface de ce stroma se dressent les fructifications, toujours très courtes, affectant parfois la forme d'Acrostalagmus ou de Clonostachys rudimentaire, mais, le plus souvent, à l'extrémité des pieds se forment quelques rameaux qui se divisent bientôt en un grand nombre de branches de longueur indéfinie, se pelotonnant en boule. Parfois des filaments produisent quelques spores que l'on retrouve à la surface de la boule. Avec $\frac{15}{100}$ de sel marin, il ne se fait plus de germination.

*En résumé*, la forme Clonostachys domine sur les milieux riches en azote et, en général, sur les milieux les plus nutritifs l'Acrostalagmus se développe surtout sur les substratum hydrocarbonés ou nutritifs incomplets.

Une surabondance d'aliment azoté amène une prolifération des rameaux des pieds fructifères et leur stérilité.

Une riche alimentation complète provoque l'apparition des formes agrégées.

Le sulfate de cuivre, en présence de la peptone à $\frac{1}{100}$, donne lieu à des pieds fructifères terminés en forme d'étoile.

La concentration a pour effet d'amener le raccourcissement des pieds fertiles, puis la production par eux de nombreuses ramifications stériles pelotonnées en boule.

Il se produit encore un grand nombre de variétés carac-

térisées par leur taille, la disposition et l'abondance des ramifications, variétés qui se maintiennent indéfiniment sur le même milieu.

### Affinités.

Lorsqu'une spore de Clonostachys germe en cellule lutée exactement, elle produit fréquemment, par suite sans doute de l'atmosphère confinée, un mycelium qui porte des fructifications très simples, représentées par un filament dressé qui se termine par une seule spore, quelquefois plusieurs, agglomérées en boule (fig. 50). Ces formes répondent aux diagnoses des Acremonium et des Cephalosporium. Il y a là un fait de convergence de formes conidiennes, probablement par retour à des formes ancestrales plus simples. Ceci nous permet d'admettre la parenté étroite de notre *Clonostachys* avec les *Acremonium* et *Cephalosporium* et la communauté d'une partie de leur évolution phylogénique : un certain nombre des derniers se sont maintenus, tandis que d'autres, placés dans de nouvelles conditions, se sont compliqués. Nous avons fait remarquer aussi que le Clonostachys prenait fréquemment la forme *Stachylidium*. L'autonomie de ce genre est assez douteuse et, de fait, on trouve fréquemment chez les auteurs une hésitation à le séparer du genre Acrostalagmus. C'est ainsi que le *Stachylidium parasitans* Link est appelé *Acrostalagmus parasitans* par Corda ; Saccardo fait du *S. characeum* Corda l'*Acrostalagmus characeus*. Preuss (*Hoyersw*, p. 88) dit à propos de l'*A. geniculatus* : « Vix hujus generis ; an Stachylidium ? »

Le *Clonostachys araucaria* Corda est le *Stachylidium araucaria* de Bonorden.

Nous ne citerons qu'au titre historique les conclusions auxquelles est arrivé Hoffmann (1854, p. 239) : il prétend avoir vu naître du *Trichothecium roseum* (qui d'après sa description est en réalité un Cephalothecium) un Acrostalagmus, qui

serait probablement l'*A. cinnabarinus* ou *Verticillium ruberrimum*. Bail confirme les dires d'Hoffmann. Mais Loew, en 1874, a constaté que l'Acrostalagmus en question était simplement parasite sur le Cephalosporium, ce qui explique la fréquente connexité de ces deux formes, qui n'ont entre elles aucune continuité réelle. En 1866 (p. 161), Hallier, qui n'est jamais en retard sur Hoffmann pour découvrir des parentés singulières, dit que l'*Aspergillus glaucus* et le *Stachylidium parasitans* L. (*Acrostalagmus parasitans* Corda) font partie d'un même cycle évolutif.

Nous pensons avoir suffisamment démontré que la phylogénie des Clonostachys a dû être Acremonium — Cephalosporium — Stachylidium — Acrostalagmus et la parenté de celles de ses formes qui subsistent actuellement

Affinité avec les Hypomyces. — M. Cornu a émis l'opinion que les Acrostalagmus ne seraient que des formes conidiennes d'espèces voisines des Hypomyces, et M. Vuillemin a confirmé ces conjectures (*Étud. biol. sur les ch.*, p. 81) en montrant le lien qui existe entre les *Acrostalagmus* et les *Nectria*.

La connaissance de l'étroite parenté des Clonostachys avec les Acrostalagmus nous permet de rapporter les premiers aux Hypomyces ou à des espèces très voisines.

## VI

### *OOSPORA CRUSTACEA* Saccardo

### *CHŒTOMIUM OOSPORA* Nob., sp. nov.

On a constamment confondu sous le nom *Oospora crustacea* des plantes différentes.

L'espèce que nous étudions ici fut d'abord observée et décrite par Bulliard *(Hist. des ch. de France*, pl. DIV, fig. 2) sous le nom de *Mucor crustaceus*, puis par de Candolle dans sa *Flore* (II,72), où il la fait entrer dans le genre Aegerita de Persoon. Les descriptions de ces auteurs sont du reste incertaines.

Link (II, p. 37) place ce cryptogame dans le genre Oidium *(O. rubens)*, qu'il caractérise par la présence de filaments byssoïdes, rameux, entrelacés en touffes et dont les extrémités sont composées d'articulations ovoïdes qui, en se séparant, semblent devenir autant de sporules. Link avait bien sous les yeux l'espèce décrite par Corda et Saccardo sous le nom de *Oospora crustacea*. Desmazières (1827, p. 246, pl. XXI, A, fig. 1) révoque en doute les observations de ses prédécesseurs, qui « n'ont pas saisi exactement l'organisation de cette production singulière ». Il étudie avec soin et crée pour elle le genre *Sporendonema* et l'appelle *Sporendonema casei*. Il la décrit ainsi : « Des tubes ou filaments courts, simples ou rameux, continus, presque hyalins, dressés, groupés, d'un cent-vingtième de millimètre de grosseur, contenant dans leur intérieur et presque toujours dans toute leur étendue, de très

grosses sporules rougeâtres, arrondies, un peu inégales en diamètre, et souvent fort serrées et comprimées les unes contre les autres, mais placées bout à bout sur une seule ligne, de manière que les filaments paraissent comme pourvus de cloisons très rapprochées. » La sortie des sporules a lieu par le sommet des filaments qui, après la dissémination, deviennent tout à fait hyalins et un peu plus étroits. Quelquefois aussi les sporules sont mises en liberté par destruction de la membrane excessivement mince qui constitue ces mêmes filaments. Le champignon s'étend en larges plaques d'un rouge cinabre des plus vifs sur la croûte des fromages salés.

Dans cette bonne description, Desmazières reconnaît pour la première fois la possibilité de la naissance de spores à l'intérieur de filaments. Il va cependant un peu loin lorsqu'il suppose « que l'on trouvera peut-être, lorsque l'on aura observé avec plus de soin et de persévérance le développement des sporules de la famille entière (Byssoïdées), on trouvera peut-être qu'elles sont toutes formées, et renfermées quelquefois pendant un temps assez long, dans l'intérieur de tubes, et qu'elles se répandent au dehors, ou par l'extrémité supérieure de chacun de ces tubes, ou par leur destruction ». Cette généralisation hâtive ne fut pas du goût des mycologues qui succédèrent à Desmazières et qui contestèrent jusqu'à l'exactitude de sa description du *Sporendonema casei*.

Corda (*Icon.*, t. II, p. 8, pl. IX, fig. 36) pense que Desmazières s'est mépris dans son observation, et décrit notre espèce sous le nom de *Torula casei*. Il en fait une Dématiée (Torula) au lieu d'une Mucédinée (Oospora), probablement à cause de la teinte d'un rouge foncé qu'a cette espèce. Il la décrit comme champignon à hyphes stériles rampants et rameux, hyphes fertiles, continus à la base, cloisonnés à la partie supérieure en chapelets de spores. Spores inégales, sphériques, à membrane hyaline. Le champignon est d'abord blanc, puis rouge minium. Il est commun sur la croûte des fromages de

Suisse et de Hollande. Cette description et la figure qu'il donne sont très différentes de celle de Desmazières, et il est étonnant que Corda ait pu croire qu'il avait affaire à la même espèce que celle décrite par cet auteur. Toujours est-il qu'il conclut à la suppression du genre Sporendonema.

M. Oudemans (1885, p. 115), a rencontré depuis une espèce non décrite à spores endogènes, qu'il fait rentrer dans le genre Sporendonema, sous le nom de *Sp. terrestre*. Pour lui, la séparation des spores dans chaque filament, qui en contient plusieurs, se fait par une fente circulaire de la paroi, de telle sorte que le filament se trouve divisé en autant d'articles ouverts aux deux bouts qu'il y a de spores.

Saccardo (*Mich.* II et *Syll.* IV), à la suite de Corda, supprime le genre Sporendonema et englobe sous le nom de *Oospora crustacea* (Bull.) Sacc. le *Sp. casei* Desm. et le *Torula casei*, Corda.

Plus tard (1891), MM. Prillieux et Delacroix constatent à nouveau les caractères donnés par Desmazières pour son genre Sporendonema, chez une espèce nouvelle, pour laquelle ils créent le genre *Endoconidium* (1891, p. 116, fig. 1). Ces mycologues découvrirent bientôt l'état parfait de cette espèce qui est le *Phialea temulenta* nov. sp. Ils émettent l'opinion que divers Oospora de Saccardo, parmi lesquels l'*O. crustacea* (Bull. et Sacc.) qu'ils considèrent aussi comme synonymes de *Sporendonema casei*, Desm., et où les conidies se forment de la même manière que dans l'*Endoconidium temulentum*, doivent rentrer dans ce genre nouveau. Ceci est très vrai pour le Sporendonema de Desmazières, mais ne saurait s'appliquer à *Oospora crustacea*, qui n'est point la même plante, comme nous allons le montrer.

Nous avons eu la chance de rencontrer à la surface de fromages divers, d'une part l'espèce décrite par Corda sous le nom de *Torula casei* et, d'autre part, l'espèce étudiée par Desmazières sous le nom de *Sporendonema casei*. Celle-ci, dont nous figurons quelques éléments (fig. 69), est d'un beau rouge

minium, et les spores se forment bien à l'intérieur des tubes : elles ont 7 à 8 μ de dimension, à peu près comme celles du Torula ou *Oospora casei*, c'est ce qui a dû favoriser la confusion.

*En résumé*, *Sporendonema casei* Desm. et *Torula casei* Corda sont des espèces tout à fait distinctes. L'espèce que nous étudions ici répond bien à la diagnose et aux dessins que donne Corda du *Torula casei*, et en adoptant la synonymie donnée par les auteurs, nous l'appellerons *Oospora crustacea* (Bull.) Saccardo.

La synonymie de cette espèce sera :

*Mucor crustaceus*, Bulliard (*Hist. des ch. de France*, 1791-98, pl. 504, fig. 2);

*Aegerita crustacea*, de Candolle (*Flore fr.*, II,72);

*Oidium rubens*, Link (*Observ.*, II, p. 37);

*Torula casei* Corda (*Icon.*, II, p. 8, pl. IX, fig. 36); *Monilia miniata*.

*Oospora crustacea Saccardo* (*Mich.*, II, p. 545, *Fungi italici* p. 871).

Nous avons observé l'espèce en question à la surface de la croûte du fromage appelé tome en Savoie : il la recouvre d'une couche rouge cinabre d'aspect pulvérulent.

Sur le mycelium stérile, rampant, cloisonné et ramifié, se dressent les hyphes fertiles, plus ou moins longs, atteignant fréquemment 120 à 150 μ ; ils sont souvent cloisonnés et supportent un chapelet de spores. Les spores peuvent aussi être sessiles sur le mycelium (fig. 61). Les conidies, de dimensions assez variables, ont en général 8 μ de diamètre ; leur forme, souvent sphérique, n'est point fixe ; les spores qui sont à la base du chapelet sont cuboïdes, plus ou moins arrondies sur les arêtes, souvent en communication entre elles par des isthmes non cloisonnés; plus haut, elles sont arrondies et nettement séparées ; enfin, on trouve parfois, à l'extrémité distale des chapelets, des spores plus ou moins pyriformes, tronquées à la base ; ces chapelets sporifères peuvent présenter une

ramification vague. Ce caractère fait de cette espèce plutôt un Monilia (Persoon) qu'un Oospora. Dans quelques cas, certaines conidies d'un chapelet sporifère peuvent être séparées entre elles par une cellule très petite, qui paraît analogue aux *disjunctor* étudiés par M. Woronine (p. 7) chez les Monilia

Fig. 61. — *Oospora crustacea* sur fromage. (Gross. 550.)

des Vacciniées. Après la dissémination, ces conidies conservent sur leur côté étroit ce petit corps en forme de bâtonnet.

Nous avons rencontré sur d'autres fromages une moisissure présentant tous les caractères de celles que nous venons de décrire, et qui n'en différait que parce qu'elle était blanche au lieu de rouge. Elle répond à la diagnose du *Monilia candida* Bonorden, *Handb.*, p. 76, fig. 86). Nous pensons qu'il n'y a là qu'une seule et même espèce; nous verrons le peu de cas qu'il faut faire ici de la coloration rouge que présente souvent l'espèce, car nous pensons que cette coloration rouge est liée à

la présence de bactéries ou de levures qui se développent parallèlement sur le fromage. Si l'on fait des cultures de ce champignon sur différents milieux stérilisés, fromage, pomme de terre, etc., les premières cultures, qui sont encore impures et contiennent les microorganismes en question, présentent la teinte rouge ordinaire; au fur et à mesure des reports, cette teinte se localise et forme des taches colorées qui ressortent sur le fond blanc du reste de la culture qui, lorsqu'elle est pure, est absolument blanche.

Nous invoquerons encore ce fait en faveur de l'opinion que nous venons d'émettre, que nous avons rencontré sur d'autres fromages, dont la croûte était protégée par un enduit minéral rouge de plusieurs millimètres, le champignon en question dont la végétation blanche s'était fait jour par les fentes de la couche protectrice : celle-ci avait empêché le développement des bactéries et des levures, et le champignon avait conservé sa couleur blanche normale.

L'*Oospora crustacea*, cultivé sur divers milieux, nous a donné des variétés fort différentes de la forme origine, et présentant des caractères beaucoup mieux définis.

Sur pomme de terre, après trois ou quatre reports en tube de Roux, on a une moisissure blanche, à mycelium cloisonné, rampant, à pieds fructifères courts et dressés, rarement simples, le plus souvent ramifiés plus ou moins nettement en verticilles, les derniers rameaux portent les chapelets de conidies. Celles-ci sont pyriformes, tronquées à la base, séparées par de très petits *disjunctor*, qui ne se rencontraient qu'exceptionnellement dans les cultures origines; leur surface est tantôt lisse, tantôt échinulée. Dans les cultures plus âgées on trouve quelquefois des pieds très ramifiés.

Avant d'arriver à cette forme nettement caractérisée, le champignon produit une série de formes de transition.

Dans les premières cultures, les pieds fructifères sont plus ou moins longs, se raccourcissant cependant d'une façon nette; les spores tantôt communiquent entre elles à l'origine, tantôt

sont séparées par une cloison dès le début ; on ne trouve de disjunctor qu'entre les cellules les plus âgées, où il est quelquefois représenté par un simple prolongement de la conidie qui se séparera ultérieurement par une cloison ; enfin, la ramication des pieds fructifères, dans ces premières cultures, est très simple: elle se compliquera de plus en plus.

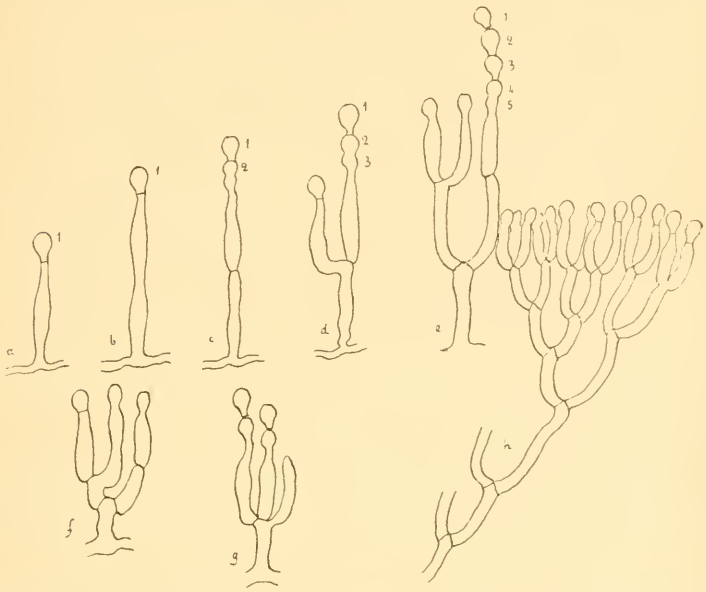


Fig. 62. — Développement de l'appareil conidien de *Oospora crustacea*. (Gross. 320.)

Développement de l'appareil conidien (fig. 62). — Sur le mycelium rampant, se dresse un filament court, simple, sans cloison, qui se dilate à son extrémité en une sorte d'ampoule sphérique, qui s'isole bientôt par une cloison : c'est la première conidie. A partir de ce moment, se forme une dilatation semblable au-dessous de la première, et elle se sépare du filament de la même façon, par une cloison transversale : c'est la conidie n° 2. Le phénomène se répète et ainsi de suite : la production de ces conidies est donc basipète. Quelquefois le pied fertile reste dans cet état très simple, mais, plus souvent,

en même temps qu'il se produit des conidies à son sommet, il s'étrangle légèrement dans sa partie médiane (fig. 62, *b*, *c)*, une cloison se produit au-dessus de laquelle pousse une ou plusieurs ramifications latérales *(d, e)*. Chacun de ces rameaux secondaires se sépare du filament primitif par une cloison à son extrémité proximale ; il pourra donner à son tour des verticilles de ramifications (fig. 62, *h)*.

Le plus souvent la ramification n'atteint pas un degré élevé, et les stades *f*, *g*, sont définitifs.

Le nombre des ramifications, leur épaisseur, sont intimement liés à la composition du milieu : sur peptone à $\frac{1}{100}$, au lieu des ramifications aériennes semblables à celles figurées en (62), on obtient un développement submergé qui comporte des pieds fructifères toujours simples, portant rarement plus d'une spore (fig. 63, *a)*. Il en est de même pour les cultures sur glucose à $\frac{1}{100}$. Sur fromage de gruyère, les pieds fertiles sont très fréquemment dilatés à la base (fig. 63, *b)*. Une ramification trapue est le fait de cultures sur l'albumine de l'œuf ; sur jus de pruneau, les pieds fructifères sont presque simples (fig. 64).

Le mycelium varie aussi suivant les milieux : tantôt il forme un simple feutrage, comme sur pomme de terre, pain presque sec ; tantôt il offre une tendance à la fasciation, comme sur carotte, pain humide. S'il subsiste un peu de liquide libre baignant le pain, le caractère de fasciation du champignon qui y croît est très accentué et il s'y produit une véritable *forme agrégée*. Lorsque la végétation du mycelium est submergée, tantôt les filaments ont une forme régulière comme dans peptone à $\frac{1}{100}$, tantôt ils présentent sur leur trajet d'énormes utricules à paroi mince comme sur jus de pruneau (fig. 64) ; sur glucose $\frac{1}{100}$, ils sont régulièrement dilatés (fig. 63, *e)*.

L'appareil fructifère se ressent également des modifications du milieu. Les spores en culture sur pomme de terre sont

Fig. 63. — Formes fructifères de *Oospora crustacea* végétant sur divers milieux. (Gross. 416.)

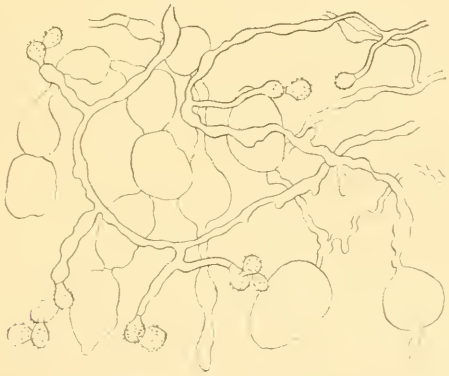


Fig. 64. — Végétation de *Oospora crustacea* sur jus de pruneau. (Gross. 416.)

tantôt lisses, tantôt hérissées de petits bâtonnets ; sur peptone à $\frac{1}{100}$, celles qui se produisent à l'air sont toujours très nettement échinulées, tandis que celles qui se forment à l'intérieur

du liquide sont toujours lisses ; il en est de même pour celles qui se produisent à l'intérieur de la solution de glucose à $\frac{1}{100}$. Elles ont encore leur membrane généralement lisse lorsque le champignon se développe sur fromage, albumine de l'œuf, etc. Elles sont échinulées, au contraire, sur pain, jus de pruneau, etc. Sur ce dernier milieu la disposition des conidies est très particulière (fig. 64) ; elle se fait latéralement par rapport à la spore précédente.

Ce champignon s'accommode mal des milieux liquides, où son développement est toujours plus faible qu'en milieu solide. Il ne supporte pas les concentrations un peu fortes, c'est ainsi qu'il ne donne lieu à aucun développement dans jus de pruneau additionné d'acide tartrique 1,5, ou dans

$$\frac{\text{Peptone } 1 + \text{Na Cl } 1{,}8}{100}$$

### Périthèces.

Nous les avons observés au mois de juin dans des cultures sur pomme de terre en tubes de Roux, qui dataient du mois de janvier. Ces tubes étaient fermés à l'aide de tampons de coton très serrés et recouverts avec un capuchon de caoutchouc ; la communication du milieu intérieur ne pouvait se faire avec l'atmosphère. Le tapis blanc de la végétation conidienne était tacheté en maints endroits de petits corps d'un vert noirâtre, que nous reconnûmes être des Chœtomium. Nul doute qu'il ne faille attribuer leur apparition au fait d'une végétation prolongée au sein d'une atmosphère confinée, car ils ne se sont jamais produits sur des cultures librement aérées. Ces périthèces sont l'état parfait de l'Oospora, car les tubes n'avaient point été touchés depuis leur ensemencement et ils ne s'y sont montrés que fort tard ; de plus, nous avons pu observer, parfois, la régénération de l'Oospora par les ascospores du Chœtomium. Le mycelium produit par l'ascospore

donne tantôt la forme conidienne, tantôt la forme ascophore. Cependant, et cela a lieu chez beaucoup d'Ascomycètes, le *Peziza Fuckeliana*, par exemple, une forme une fois produite a une grande tendance à se maintenir, et le passage de l'une à l'autre est généralement fort difficile. Pour que s'opère le passage de la forme conidienne à la forme parfaite, il faut un ensemble de conditions qui se trouve rarement réalisé. Dans le cas particulier de l'Oospora, on conçoit que l'on n'ait pas eu l'occasion de constater la production des périthèces, car il ne doit pas tomber souvent sous les yeux des mycologues des fromages ayant séjourné six ou sept mois dans une atmosphère confinée.

Diagnose. — Périthèce de forme ovoïde ayant 256 $\mu \times 233$, percé d'un tube dans la région apicale, par lequel s'effectue la déhiscence des spores. Il est complètement recouvert de poils bruns, cloisonnés, à membrane épaisse, cutinisée, généralement dressés et un peu ondulés à la partie supérieure du périthèce, et rayonnants dans la région inférieure et médiane ; ils servent dans cette partie à la fixation du périthèce au substratum. La répartition et la longueur des poils deviennent homogènes si le champignon se développe dans un espace restreint, comme, par exemple, lorsqu'il est comprimé entre le substratum et la paroi du récipient. Les asques sont renflés en massue et assez longuement pédicellés, ayant, en général, 70 $\mu$ long $\times$ 18 $\mu$ large dans la partie sporigène. Les ascospores sont hyalines, puis roses avant la maturité, et d'un brun olive à maturité ; elles ont 11-12 $\mu \times$ 9 10 $\mu$, et présentent, très légèrement indiquée, une forme en citron. Le canal apical est complètement dépourvu de périphyses[1].

[1] Mot employé par Füisting (1867, p. 179), pour désigner des asques stériles qui ferment la bouche du canal, en convergeant de chaque côté vers le milieu de celui-ci. A l'encontre des paraphyses, elles ne sont jamais mêlées aux asques dans l'hyménium. Elles manquent rarement.

Notre espèce se rapproche beaucoup du *Chœtomium Kunzeanum* Zopf (*Ch. globosum* Kunze). Elle en diffère surtout par ses dimensions plus faibles : 256 $\mu \times 233$, au lieu de 300 $\mu \times 250$, par l'absence de périphyses et par la forme conidienne.

La forme conidienne habituelle du *Chœtomium oospora*, celle que nous avons décrite d'après des cultures sur pomme de terre, par exemple, a de grandes affinités de forme avec celle qu'a décrite Zopf pour le *Chœtomium Kunzeanum*. Elle s'en distingue par ses dimensions beaucoup plus grandes et par la capacité qu'ont ses conidies de germer, capacité dont sont totalement dépourvues les conidies de l'Oospora du *Ch. Kunzeanum*. D'autres Chœtomium et des Sordaria, genre très voisin, possèdent encore un appareil conidien Oospora dont les spores sont d'ailleurs incapables de germination. On a trouvé aussi chez les appareils conidiens des Chœtomium des types fort différents. Ainsi M. Boulanger, en 1895, a constaté que le *Sporotrichum vellerum* Sacc. et Speg. (forme conidienne très simple, chez laquelle les spores naissent directement sur des dents des ramuscules mycéliens) peut donner naissance à une forme parfaite Chœtomium : le *Ch. cunicularum* Fuckel. En 1897, le même auteur trouve une nouvelle forme conidienne de Chœtomium, le *Dicyma ampullifera*. Le *Chœtomium chartrarum* Berk, Winter (*Ch. Berkeleyi* Schröt.) a son ouverture apicale surmontée de longs poils ramifiés, qui portent eux-mêmes des groupes de conidies sur certaines de leurs ramifications ultimes.

Développement du Chœtomium. — Il est toujours utile d'examiner le développement d'un périthèce, à cause de l'intérêt qui s'attache à la question, si discutée, de la sexualité des champignons supérieurs. Tulasne (1867) avait cru trouver chez les Ascomycètes des appareils réalisant la fécondation. Ses idées furent adoptées par de Bary (1863, 1870), Woronine (1866, 1870), Baranetzki (1872), Janczewski (1871), Gilkinet (1874) et Brefeld (1874). Cette théorie de la sexualité, qui avait

pour elle les plus illustres mycologues, fut généralement adoptée et devint classique. Cependant, M. Van Tieghem lui était complètement opposé et écrivait (1875, p. 366) que « du rapprochement au contact, ou même de la soudure de deux des parties constitutives du jeune fruit, il ne paraît pas légitime de conclure, en dehors de toute autre preuve, à une action de l'une sur l'autre, à une fécondation ».

On sait que M. Dangeard paraît avoir résolu la question. Il se refuse à voir, dans le phénomène de contact des premières branches origines du fruit, un cas de fécondation. Il admet qu'un de ces rameaux, l' « ascogone », formera une cellule à deux noyaux d'origine différente, dont la fusion produira l'œuf. Tout se passe à l'intérieur de l'ascogone, et M. Harper paraît avoir été victime d'une illusion lorsqu'il a cru voir s'opérer la fusion des noyaux du pollinode et de l'ascogone. M. Dangeard a constaté, en 1897, que le noyau supérieur de la branche anthéridienne de de Bary (noyau de l'anthéridie proprement dite) entre fréquemment en dégénérescence, et si, à ce moment, le noyau de l'ascogone est double, on pourra croire qu'une fusion s'est opérée Cependant, les études de Thaxter sur le groupe si curieux des Laboulbéniacées, champignons ascomycètes ou du moins très voisins, ont mis en évidence chez ces êtres une reproduction sexuée des plus nettes, rappelant celle des Algues Floridées.

L'historique de la question du développement des Chœtomium se ressent de toutes les vicissitudes de cette discussion.

M. Van Thieghem (1875-76-82) a, le premier, constaté, chez les Chœtomium, la présence d'un carpogone semblable à celui des Eurotium. De la base de ce carpogone s'élève une branche plus ou moins appliquée contre lui; elle se ramifie bientôt en donnant des filaments qui entourent la pelote du carpogone. Cette pelote ou spire terminant celui-ci constitue l'ascogone proprement dit. A propos de la sexualité de ces organes, M. Van Tieghem dit qu'il a bien vu parfois un rameau émané de la base du carpogone, non encore enveloppé, s'anas-

tomoser avec lui; mais, précisément, à cette copulation correspond toujours un arrêt de développement, une véritable stérilisation.

Zopf (*Nov. Acta*, XLII, p. 200) ne voit, au contraire, aucune différenciation en ascogone au début de la formation du périthèce, et pense que celui-ci provient d'un simple pelotonnement des hyphes végétatifs. Les dires de Zopf seront à leur tour combattus par Eidam (1883), qui trouve comme M. Van Tieghem un ascogone. Zukal (1885), dans ses recherches sur le *Chætomium crispatum*, confirme l'opinion de Zopf. Oltmanns (1887) étudie le développement du *Ch. Kunzeanum* Zopf et de quelques autres espèces. Il constate que l'on a souvent, au début, un carpogone, mais qu'il peut manquer. Il a vu fréquemment le pollinode de M. Van Tieghem, et il a observé qu'il peut faire défaut dans beaucoup de cas (comme l'avaient déjà signalé Van Tieghem et Eidam); on a parfois sur un même substratum des débuts de périthèce avec et sans pollinode : il se refuse donc à voir dans leur existence ou leur absence, le résultat de l'influence du milieu. Le pollinode représente seulement, pour M. Oltmanns, le premier hyphe de l'enveloppe.

Ces hyphes peuvent apparaître en différents points : tantôt sur le pédicelle, immédiatement au-dessous de l'ascogone en vrille, tantôt sur la surface totale de ce pédicelle; d'autres fois aux hyphes nés du pédicelle viennent s'en adjoindre qui proviennent des hyphes voisins, enfin, les hyphes d'enveloppe se produisent en grand nombre avant l'apparition de l'ascogone.

Nous avons constaté la même irrégularité. Le carpogone est quelquefois bien différencié, mais il manque dans d'autres cas, et les hyphes enveloppant naissent le plus souvent du filament mycélien, sur lequel s'est dressé l'ascogone (fig. 65, II et III).

Quelquefois, les filaments du mycelium se divisent en branches très ténues, qui se pelotonnent en formant de petites boules blanches, qui peuvent faire croire, à un examen macro-

scopique de la culture, à la présence de l'appareil conidien. Ce sont probablement des débuts de formation de périthèce, formation plus ou moins avortée, car nous n'avons pu observer leur transformation complète en périthèce. Il n'existe pas de trace de carpogone dans ce cas; d'ailleurs, les filaments sont

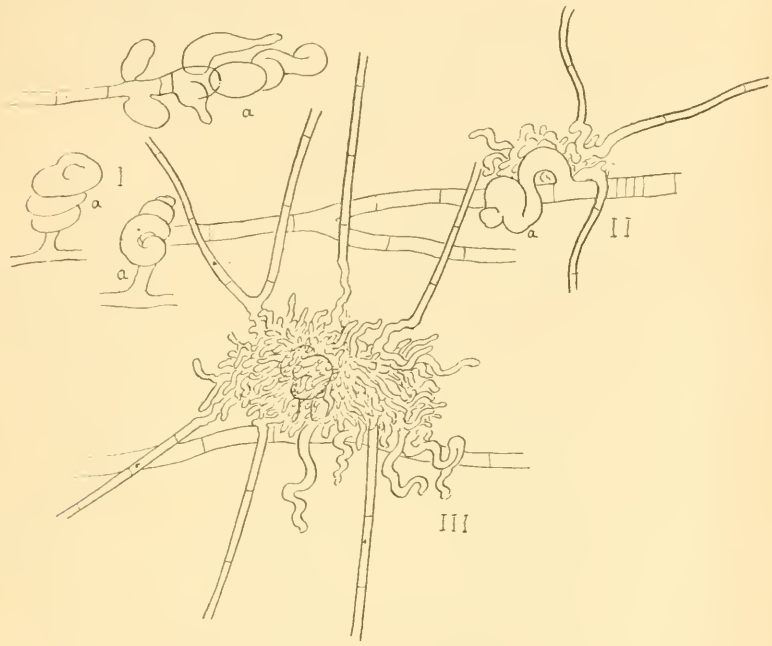



Fig. 65. — Développement du *Chœtomium Oospora*. (Gross. 320.)

tellement embrouillés, que le carpogone serait très difficile à voir pour peu qu'il ait subi le même amincissement que les autres filaments. Dans notre espèce, les poils rigides cutinisés apparaissent de très bonne heure, alors que la pelote de filaments est à peine formée. Dans le *Chœtomium Kunzeanum*, d'après les figures d'Oltmanns, ils paraissent ne se montrer à cet état que pour un stade avancé du développement du champignon.

Dans l'intérieur du jeune périthèce se trouve un tissu homogène qui se différenciera plus tard en paroi et cellules asco-

gènes. On peut trouver dans des périthèces plus âgés des lambeaux de ce tissu à l'intérieur de la paroi. M. Oltmanns dit avoir trouvé sur des coupes relativement âgées l'ascogone

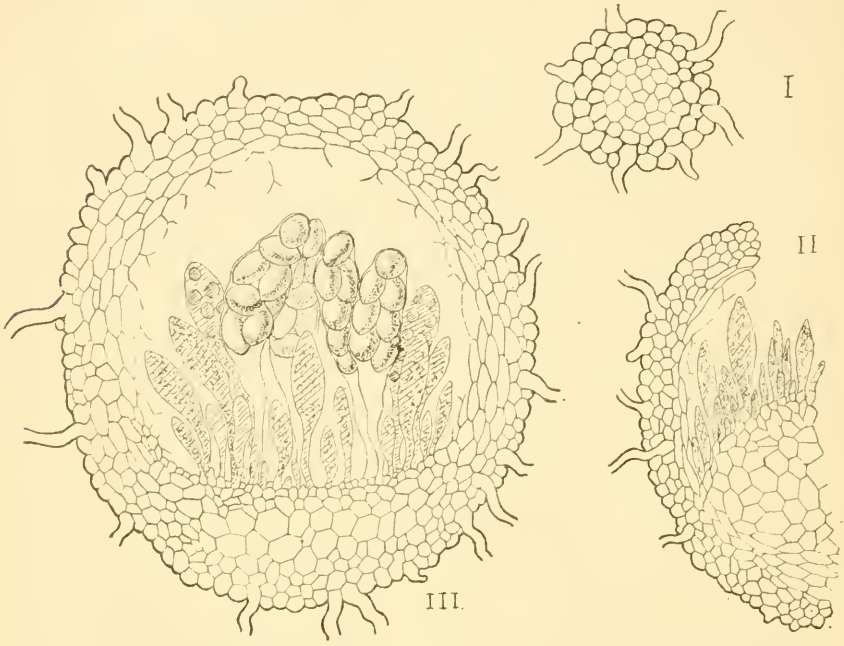



Fig. 66. — *Chœtomium Oospera*, I, fruit très jeune ; II, fruit plus âgé ; III, périthèce adulte. (Gross. 240.)

intact ; plus tard, suivant cet auteur, cet ascogone produit un tissu ascogène qui croît beaucoup moins rapidement que la paroi, d'où il résulte la production d'un espace vide du côté où se formera le pore. Nous avons fait des coupes en séries dans un très grand nombre de fruits, mais nous n'avons jamais pu en rencontrer qui présentassent au milieu d'elles l'ascogone différencié.

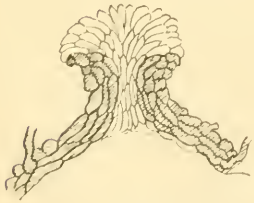


Fig. 67. — Pore apical du *Chœtomium Oospora*. (Gross. 240.)

La bouche apparaît très peu de temps avant la maturité des

spores, ce qui fait que la grande majorité des coupes offre une

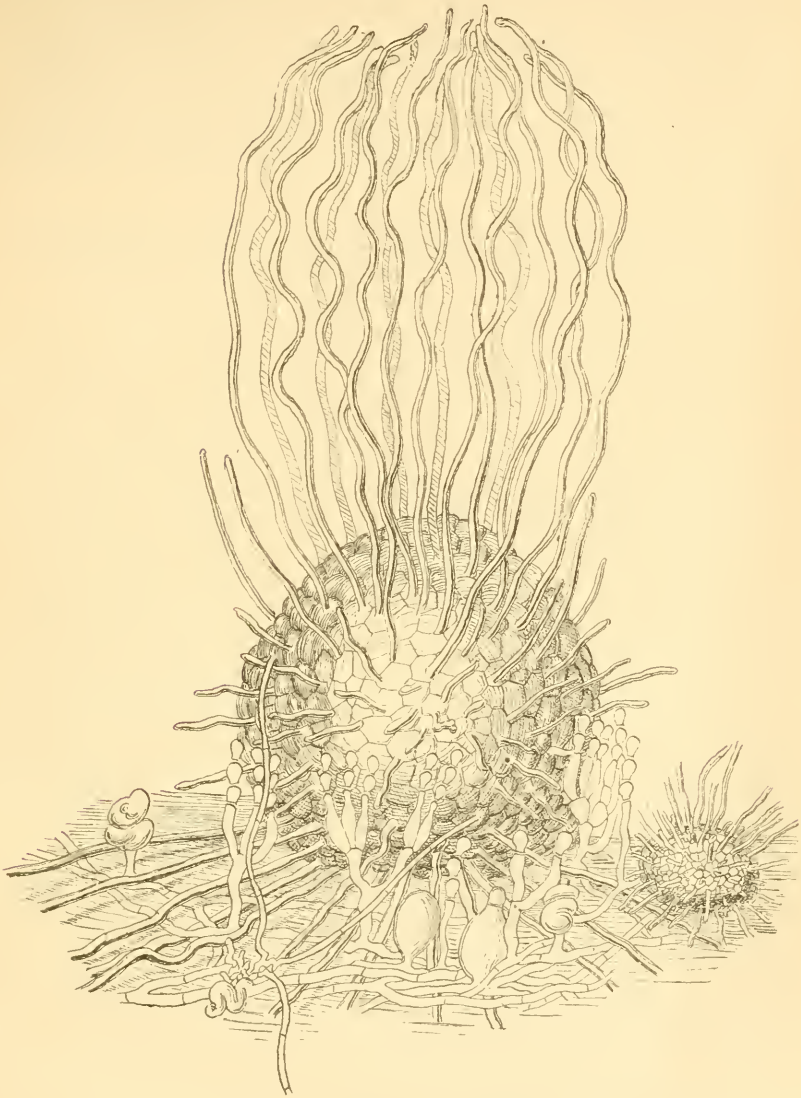


Fig. 68. — *Chœtomium oospora*. Périthèce et appareil conidien.

enveloppe complète, comme cela a lieu pour les Chœtomidium. Les poils de la région apicale retiennent, plus ou moins long-

temps après la déhiscence, des masses d'ascospores. On peut observer sur les coupes (fig. 66) que les poils peuvent avoir leur départ non seulement dans la couche superficielle, comme le dessine Zopf, mais aussi dans les couches les plus profondes.

*Résumé : Oospora crustacea* et *Sporendonema casei* sont bien des espèces différentes, faisant même partie de genres différents.

La coloration rouge de l'*Oospora crustacea* est probablement concomitante du développement de bactéries ou de levures.

L'*Oospora crustacea*, cultivé sur différents milieux, donne lieu à des variétés diverses, dont la plus typique est constituée par un pied fructifère simple, ou plus souvent ramifié d'une façon pénicilloïde, supportant des spores pyriformes de 7-8 μ de long, tronquées à la base.

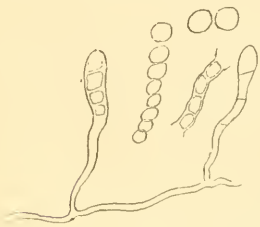


Fig. 69. — *Sporendonema casei* (Desm.).

Cette forme peut elle-même se modifier suivant les milieux; ses modifications portent sur le mycelium, sur le degré plus ou moins élevé des ramifications, la disposition solitaire ou en chapelet des spores, la membrane lisse ou hérissée de petits bâtonnets de celles-ci, leur insertion les unes par rapport aux autres, suivant leur grand axe ou latéralement.

La végétation longtemps prolongée de cette forme conidienne dans une atmosphère confinée amène la production de la forme parfaite : le *Chætomium oospora* sp. nov., voisin du *Ch. Kunzeanum* Zopf. Nous en avons suivi le développement, nous n'avons rien observé qui décelât une reproduction sexuée.

# VII

## *SCLEROTINIA FUCKELIANA* (de Bary) Fuckel LE *BOTRITIS CINEREA* (Persoon) ET LA MALADIE DE LA TOILE

Le *Sclerotinia Fuckeliana* est une des meilleures espèces de champignon pour étudier les différentes catégories de polymorphisme : celui qui est devenu héréditaire et s'est affranchi dans une large mesure de l'influence du milieu, et celui que l'on peut créer actuellement en mettant en jeu les plus grandes modifications que nous puissions apporter aux conditions de milieu.

Le *Sclerotinia Fuckeliana* est une espèce de champignon ascomycète fort répandue dans la nature. Le cycle de son développement est complexe, et l'on a été assez longtemps avant d'en réunir les éléments, qui sont constitués de formes que l'on croyait nettement séparées et autonomes. On connaît généralement cette espèce par sa forme conidienne, dont Persoon avait fait une espèce distincte sous le nom de *Botrytis cinerea*, appelé encore *Polyactis cinerea* par Link. Cette moisissure, de couleur gris cendré, se rencontre fréquemment et abondamment sur toutes sortes de végétaux en voie de décomposition ; elle est généralement saprophyte.

Le *Sclerotinia Fuckeliana* forme encore de petits sclérotes noirs de 2 à 4 mm × 1 à 2,5 millimètres. On les trouve en automne et en hiver sur les feuilles mortes de la vigne ; ils se produisent encore facilement dans les cultures sur carotte, par

exemple. Il peut arriver que plusieurs sclérotes voisins, en se fusionnant, donnent d'importantes masses noires mamelonnées. Fuckel avait décrit cette forme comme espèce sous le nom de *Sclerotium echinatum*. Mais si, après quelque temps de vie,

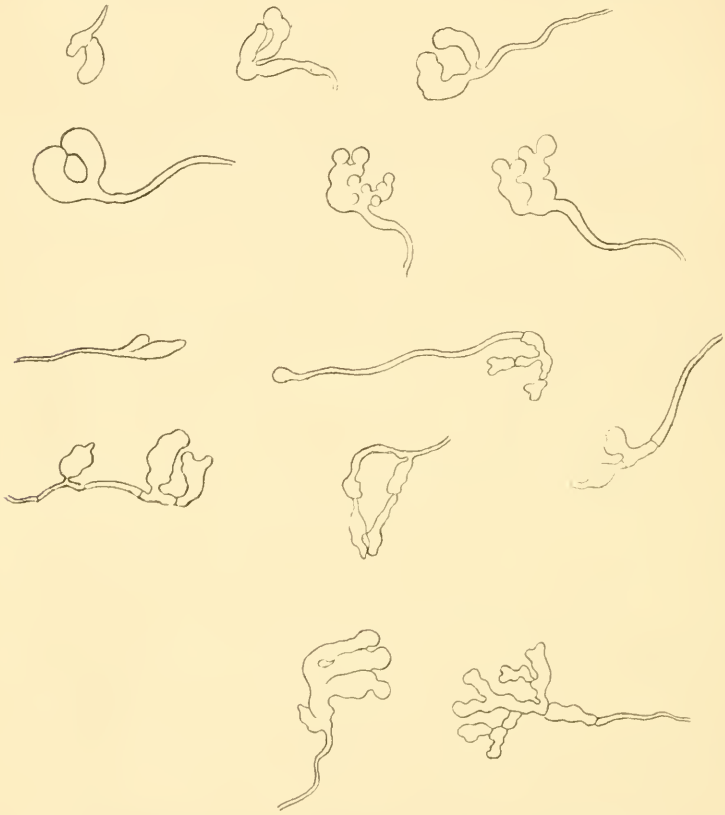


Fig. 70. — Développement des crampons du *Botrytis cinerea*. (Gross. 212.)

latente de ces sclérotes, on les dépose sur le sable humide, ils entrent en germination et donnent le *Botrytis cinerea* s'ils sont superficiels, et, s'ils sont enfoncés à plusieurs millimètres de profondeur, de telle sorte que la quantité d'air soit insuffisante pour permettre la production de l'appareil conidien, ils produisent une petite Pezize de couleur brunâtre, de consistance

céracée, d'abord fermée en boule, s'ouvrant ensuite en forme de coupe, puis de plat finement bordé. La surface est recouverte par un hymenium constitué d'asques cylindriques octospores, entremêlés de paraphyses filiformes ; les ascospores ont de 9 à 10 $\mu \times 5$ à 6 $\mu$. Cette cupule est supportée par un pied cylindrique de 2 à 10 millimètres de long.

C'est à de Bary que revient l'honneur d'avoir fait l'identification du *Botrytis cinerea* avec la forme ascosporée *Peziza Fuckeliana* de By, mais il vaut mieux ranger ce végétal dans le genre *Sclerotinia*, que Fuckel a créé pour les Pezizes portées par un sclérote, et l'appeler *Sclerotina Fuckeliana* (de By) Fuck.

Fig. 71. — Crampons formés par les filaments mycéliens du *Botrytis cinerea* au contact d'une cloison. (Gross. 212.)

Certains auteurs émettent encore quelques doutes sur cette identification. M. Brefeld a cultivé des sclérotes qui lui ont donné la forme conidienne, mais jamais la fructification ascosporée. Les observations récentes de M. Ravaz, qui a vu des sclérotes produire simultanément les formes Botrytis et Scle-

rotinia, nous paraissent lever les doutes à cet égard. Toujours est-il qu'il y a une tendance très nette au maintien d'une seule et même forme chez les descendants, et que le passage de l'une à l'autre est tout à fait exceptionnel. Les deux formes *Botrytis* et *Sclerotinia* sont nécessaires pour que le cycle évolutif de l'espèce se trouve fermé.

La forme normale du *Botrytis cinerea* est bien connue. Elle est constituée par un mycelium cloisonné sur lequel se développent des filaments fructifères de 1 à 2 millimètres de long, qui se ramifient quelquefois sur leur parcours, mais bien plus souvent à leur extrémité, en grappe composée ou panicule dont les rameaux ultimes sont renflés et portent les spores. Link a même groupé ces formes, dont les filaments fructifères se terminent en boule, en un genre Polyactis qu'il oppose au genre Botrytis dont les représentants ont des arbuscules terminés en pointe. Ces têtes sont renflées et couvertes de conidies assez volumineuses de 8 à 9 $\mu \times 6\ \mu$. Après sa maturité et la chute des spores, le premier panicule se flétrit, mais l'axe continue de croître et donne un deuxième panicule au-dessus du premier : il s'en forme ainsi une série les uns au-dessus des autres. Les anciens ne sont plus indiqués que par une branche desséchée ou même un simple renflement de l'axe[1].

### Transformation de la forme conidienne du *Sclerotinia Fuckeliana* en une forme stérile stable.

En cultivant le *Botrytis cinerea* à la température constante de 30 degrés, sur un grand nombre de substratum, nous avons pu constater la production de curieuses transformations s'effec-

[1] M. Ray a observé (1899) sur un certain nombre de plantes horticoles, diverses formes de Botrytis, voisines du *B. cinerea*. Par analogie avec les variations que l'on peut obtenir expérimentalement d'une même forme transportée sur divers milieux, M. Ray conclut que ces variétés de Botrytis observées dans la nature, sur des plantes diverses, sont le produit de la variation d'une même forme type.

tuant de façons diverses avec des intensités variables suivant les milieux.

En général, à côté des têtes fructifères normales, on en voit

Fig. 72. — Stades de passage du *Botrytis cinerea* à sa forme stérile. Têtes fructifères peu modifiées en A, beaucoup plus en B ($b^1$, $b^2$, $b^3$). (Gross. 400.)

dont les spores sont allongées et quelquefois cloisonnées, mais dont l'aspect rappelle encore la forme primitive ; d'autres têtes fertiles se hérissent de filaments courts encore, présentant à leur base un renflement qui indique que la spore a subi une sorte de germination sur place ; d'autres têtes portent des fila-

ments beaucoup plus longs et cloisonnés, sans trace de renflements basilaires ; déjà alors, mais surtout dans des générations ultérieures, on voit les éléments de ces têtes s'allonger, si bien que l'on ne reconnaît plus la position des appareils fructifères que par l'abondance plus grande des ramifications en certains points. Cette dernière indication disparaît elle-même sur certains milieux, et l'on n'a plus qu'un mycelium irrégulièrement ramifié (fig. 72).

**La forme stérile du *Botrytis cinerea* constitue l'affection parasitaire des végétaux appelée *Toile* par les horticulteurs.**

Avant de donner le détail des expériences qui nous ont conduit à faire cette identification, nous voudrions rappeler ce qu'est cette maladie, qui cause dans les serres à multiplication et sous châssis de culture des ravages considérables, et les discussions qu'elle a provoquées chez les botanistes.

Elle est constituée par les filaments mycéliens d'un champignon qui courent sur le sol, forment un lacis, une sorte de toile à sa surface, et pénètrent plus ou moins profondément entre les particules de la terre. Ce mycelium détruit les semis et les boutures en les coupant au niveau du sol. Le végétal ainsi sectionné devient rapidement l'hôte des organismes de la décomposition, bactéries ou champignons. Ce mycelium ne porte pas de fructifications.

C'est cette absence de fructification du champignon auteur de la maladie qui a longtemps déconcerté les mycologues qui se sont occupés de la *Toile,* et qui fait de celle-ci un cas particulièrement intéressant au point de vue scientifique pur comme au point de vue pratique.

Plusieurs savants botanistes ont déjà étudié la Toile[1].

[1] Mangin, sur la Toile, affection parasitaire de certains végétaux *(Bulletin de la Société de biologie*, mars 1894, et C. R., avril 1894). — Prillieux et Delacroix, Comptes rendus de l'Académie des sciences, avril 1894. — M. R. Gérard s'est livré à plusieurs reprises à d'intéressantes

MM. Prillieux et Delacroix disent que lorsque la plante est attaquée par la Toile, elle languit, se fane, ses feuilles noircissent. Bientôt elle se putréfie complètement et « se couvre alors de fructifications du *Botrytis cinerea*, qui est véritablement le parasite qui, à l'état stérile, a pénétré dans son collet et ses parties souterraines et l'a tuée ».

On sait combien les spores du *Botrytis cinerea* sont répandues dans l'atmosphère et avec quelle facilité elles germent et se développent sur les végétaux en décomposition. On ne peut donc pas dire *a priori* que le *Botrytis cinerea*, que l'on voit apparaître sur le végétal tué par la Toile, provienne de celle-ci. M. Mangin, qui le premier avait attribué la Toile à un Botrytis, fait judicieusement cette remarque, dans une note postérieure à celle des éminents agronomes que nous venons de citer.

Plus tard, un journal d'horticulture belge rend l'*Acrostalagmus albus* (Preuss) responsable des méfaits de la Toile. Cette délicate mucédinée, d'un blanc éclatant, se rencontre assez fréquemment dans la nature, où elle vit en saprophyte. Nous l'avons rencontrée aussi à plusieurs reprises sur des cultures âgées de Toile, où elle était toujours associée à la forme Clonostachys qui en est d'ailleurs très proche. Nous avons dit, au chapitre « Clonostachys », ce qu'il faut penser de cette identification.

Il y a deux ans, notre excellent maître, M. R. Gérard, voulut bien nous conseiller d'étudier cette maladie.

Il fallait d'abord élucider la question controversée de la spécification de la Toile. Le moyen le plus simple était de cultiver le mycelium en question et de suivre dans des cultures pures le développement ultérieur de la Toile en attendant qu'elle fructifiât. En général, et surtout quand l'on varie les conditions de végétation d'un mycelium ainsi ensemencé, il ne tarde pas à donner des fruits qui permettent de fixer son état civil. Pour la Toile, ces fructifications ne se sont pas montrées après deux

considérations sur la Toile, dans le *Journal de la Société d'horticulture pratique du Rhône*, notamment en 1897, p. 98 et 108.

ans de culture, et cependant nous avons varié les conditions d'humidité, de température, d'éclairage et de substratum. Nous observions seulement quelques modifications dans la forme et les dimensions des cellules, et la condensation fréquente du mycelium en énormes stroma bruns noirâtres.

Nous avons pensé alors à suivre une marche inverse, c'est-à-dire à réaliser la Toile en partant du *Botrytis cinerea*, parce que notre insuccès nous faisait penser que nous avions, dans le mycelium constituant la maladie, une véritable race stérile devenue incapable de retour à sa forme primitive. Cette méthode nous a pleinement réussi, comme nous l'avons indiqué ci-dessus. Nous avons pu transformer le *Botrytis cinerea* en une forme stérile dont l'identité avec la Toile ne peut laisser de doute, car elle en possède tous les caractères et produit les mêmes effets destructeurs sur les semis et les boutures.

### Conditions qui président à la production de la Toile et autres formes stériles du *Botrytis cinerea*.

Examinons dans quelles conditions s'opère le passage de la forme conidienne Botrytis aux formes stériles. Le tableau suivant résume pour quelques cas l'influence de la composition chimique et physique du substratum et celle de la température. Les observations sont faites cinq ou six jours après l'ensemencement.

| COMPOSITION DU SUBSTRATUM | TEMPÉRATURE CONSTANTE DE 30° | TEMPÉRATURE DU LABORATOIRE 14 à 18° |
|---|---|---|
| Liqueur de Raulin. | Développement très abondant. — Toutes les têtes fructifères sont transformées. | Développement très abondant. — Toutes les têtes fructifères sont normales. |
| Pierre ponce imbibée de liqueur de Raulin. | Développement abondant. — Transformation presque générale. — Tendance à la production de spores normales quand la culture se dessèche. | |

| COMPOSITION DU SUBSTRATUM | TEMPÉRATURE CONSTANTE DE 30° | TEMPÉRATURE DU LABORATOIRE (14 à 18°) |
|---|---|---|
| Solution de peptone à 25 et 40 °/000. | Développement abondant. — Toutes les têtes transformées. | Développement plus abondant. — Toutes les têtes normales. |
| Bouillon de viande. | Développement abondant. — Pas de spores normales. — Parois fréquemment ondulées. — Formation de cellules géantes (voir fig. 73, *c*). | Développement plus abondant. — Toutes les têtes normales. |
| Gélatine nutritive. | Transformation presque générale. | Développement normal. |
| Lait. | Développement abondant. — Transformation générale. — Les têtes fructifères donnent lieu à un bourgeonnement particulier (voir fig. 73, *a* et *b*). | Développement plus abondant et normal. |
| Eau de levure. | Développement faible et anormal. | Développement moins faible. — Rares fructifications normales. |
| Liquide de Raulin sans azote. | Développement très faible et anormal. | |
| Amidon. | Développement assez faible. — Transformation des têtes fructifères presque gérale. | Développement normal et plus abondant. |
| Carotte. | Transformations deviennent très fréquentes vers la quatrième ou cinquième culture. — Le développement redevient plus ou moins normal quand la culture se dessèche. | On trouve quelquefois, mais très rarement, des têtes modifiées, surtout au bout d'un grand nombre de cultures. |
| Pomme de terre | Comme ci-dessus, mais transformation plus tardive. | Fructification normale. |
| Solution glucose 10/1000. | Développement peu abondant. — Transformation générale. — Formation de nombreux paquets adhésifs sur les parois latérales ou sur le fond du récipient. | Développement un peu plus abondant. — Mycelium produit quelques rares fructifications normales. — Nombreuses gouttelettes huileuses. — Pas de sporidies. |

| COMPOSITION DU SUBSTRATUM | TEMPÉRATURE CONSTANTE DE 30° | TEMPÉRATURE DU LABORATOIRE (14 à 18°) |
|---|---|---|
| Solution glucose 40/1000. | Développement faible. — Le mycelium ne donne aucune trace de fructification. | Développement assez abondant d'un mycelium grêle produisant des sporidies. — Pas de fructifications normales. — Plus tard, fructifications anormales particulières; les filaments et spores modifiés s'allongent brusquement en filaments extrêmement minces. — La membrane produit un abondant mucilage. |
| Terre humide imbibée avec liqueur Raulin. | Transformation totale. — Le mycelium, très irrégulièrement ramifié, a l'aspect floconneux et est plus ou moins dressé | Transformation moins complète. — Présence de pieds fructifères modifiés et stériles, mais reconnaissables, puis normaux. |
| Terre humide. | Transformation totale. — Le mycelium est rampant et présente absolument l'aspect et la structure de la Toile. — Cette toile expérimentale, cultivée sur d'autres milieux, pomme de terre, carotte, etc., présente l'aspect habituel des cultures de Toile authentique et est incapable de retour à la forme type. — Elle détruit rapidement les semis et les boutures. | Développement total plus abondant que ci-contre. — Têtes transformées, production d'un mycelium floconneux s'étendant sur le substratum. — Cultivée sur d'autres milieux fait retour à la forme Botrytis. — Maintenue à basse température elle est peu dangereuse. |

Ce tableau nous montre la grande influence de la température. Il nous apprend aussi que la terre humide est malheureusement le substratum qui convient le mieux à la transformation du Botrytis, qui a une tendance à produire la Toile sur ce milieu, même à basse température. Il nous fait voir encore qu'une alimentation médiocrement riche est nécessaire, puisque, si l'on arrose la terre avec le liquide de Raulin, on n'a plus une transformation identique à la Toile, et qu'avec des sub-

stratum très nutritifs, entre autres les milieux riches en azote, on a, vers 30 degrés, production de formes stériles qui ne sont point la Toile ; on y reconnaît toujours plus ou moins la ramification du Botrytis.

Fig. 73. — Têtes mopifiées et stériles du *Botrytis cinerea* : *a* et *b*, sur lait à 30 degrés ; *c*, sur bouillon de viande à 30 degrés ; *d*, sur lait à 30 degrés et à l'obscurité. (Gross. 500.)

## Influence de la Lumière

Les travaux de Rindfleisch, de Ludwig Klein[1] tendent à établir que le *Botrytis cinerea* forme ses conidies exclusive-

[1] Ueber die Ursachen der ausschliesslich nächtlichen Sporenbildung von *Botrytis cinerea* (*Bot. Zeit.*, 1885).

ment à l'obscurité ; les expériences de Lendner[1] confirment en partie cette donnée, avec cette réserve que l'obscurité ne favorise pas autant leur production que la lumière rouge. Nous avons voulu voir si l'obscurité complète serait un obstacle à la réalisation de la forme stérile.

Les ensemencements sur lait, liqueur de Raulin, bouillon de viande, en flacons d'Erlenmeyer enduits d'une épaisse couche de vernis noir et maintenus à 30 degrés, ont donné un abondant développement de la forme transformée, avec quelques particularités. Dans les cultures sur liqueur de Raulin et sur lait, les parois présentent fréquemment d'énormes épaississements; de plus, dans les cultures sur lait, les filaments des têtes fructifères modifiées présentent le curieux enroulement figuré en I, *d*. Sur bouillon de viande, on a, avec exagération, les modifications indiquées sur le tableau pour la température de 30 degrés[2].

### Influence de l'Humidité

Nous avons utilisé, pour mettre en évidence cette influence, la notion des tensions de la vapeur d'eau au-dessus des solutions salines, en adoptant le dispositif décrit par nous au chapitre « Technique ».

Nous avions fait deux séries de cultures, dont l'une fut mise à l'étuve à 30 degrés et l'autre maintenue à la température ordinaire. Examinées six à sept jours après l'ensemencement, nous constatons les faits suivants :

[1] Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons (*Ann. des sc. nat.*, 8e série, t. III, 1897, p. 42).

[2] Nous ferons remarquer que si l'on maintient à 30 degrés les semis ou boutures tués par la Toile, on ne voit pas apparaître sur eux les conidies du Botrytis. Il n'en est pas de même pour des débris végétaux placés sur terre humide ensemencée avec le Botrytis, à la température ordinaire. Il se produit alors de la Toile sur le sol et un abondant développement de conidies sur le végétal.

| LE RÉCIPIENT CONTIENT : | TEMPÉRATURE DE 30° | TEMPÉRATURE ORDINAIRE (14 à 18°) |
|---|---|---|
| Eau pure. | Toutes les têtes fructifères sont transformées. | Le développement total est plus abondant. — A côté de têtes nettement transformées se trouvent des têtes à spores normales. |
| Eau avec 10 % NaCl. | La plupart des têtes fructifères sont normales, quelques-unes transformées. | Presque toutes les têtes sont normales. |
| Eau avec 20 % NaCl. | Faible développement. — Têtes généralement normales. | Toutes les têtes sont normales. |
| Eau saturée de NaCl. | Développement nul. | Développement nul. |

Ce tableau nous montre que si la température a une grande influence, l'état hygrométrique en a une plus grande encore, puisque la transformation (partielle il est vrai) du Botrytis en Toile, peut se produire même à la température ordinaire, pourvu que l'atmosphère soit très humide. L'aptitude du végétal à se transformer diminue brusquement si la sécheresse de l'atmosphère augmente.

En résumé : état hygrométrique voisin de la saturation, température de 30 degrés au plus, atmosphère confinée (sans qu'il y ait manque d'air) sont les conditions qui, réunies, favorisent au plus haut degré la production de la Toile. L'humidité agissant seule peut provoquer également cette transformation, mais en ne donnant lieu qu'à une transformation partielle, produisant une Toile moins dangereuse.

Nous avons constaté ce dernier fait en ensemençant la Toile obtenue à basse température sur des pots contenant des boutures et des semis.

### Influence d'une atmosphère confinée

Des cultures sur gélatine nutritive, sur carotte et pomme de terre, faites dans des tubes de Roux dont le tampon d'ouate a été repoussé vers le milieu du tube pour en diminuer la contenance, puis recouvert d'une couche épaisse de paraffine, donnent lieu :

A 30 degrés : développement très faible de la forme anormale.

A la température ordinaire : développement un peu moins faible de la forme anormale. Les filaments mycéliens sont plus minces que de coutume et pénètrent plus profondément dans le substratum. Ici, l'humidité ajoute son effet favorable, mais le manque d'air provoque assez rapidement l'arrêt de tout développement.

### La *Toile* produite dans certaines conditions constitue une race fixée, issue du *Botrytis cinerea*.

Nous avons dit comment nous avons pu cultiver pendant plusieurs mois de la Toile prise dans des serres à multiplication, sans que jamais elle se modifiât. En sera-t-il de même de la Toile artificiellement réalisée ?

Si l'on fait des cultures de mycelium produit sur terre humide à 30 degrés, on le voit se comporter, sur quelque milieu que ce soit, d'une façon identique à la Toile des serres et ne donner jamais de fructifications, même si on le place à la température ordinare. Il n'en est plus ainsi si l'on fait des cultures avec le mycelium obtenu sur terre humide à la température ordinaire. Dans ce cas, au bout de quelque temps, se montrent des têtes d'abord très modifiées, puis normales. Le retour à la forme type s'effectue au bout d'une période de temps à peu près égale à celle qu'a nécessité sa transformation. Les formes moins modifiées, obtenues à 30 degrés sur milieux

autres que la terre, font retour dans les mêmes conditions, si elles sont ensemencées sur les milieux correspondants maintenus à la température ordinaire.

En somme, une haute température, et comme susbtratum la terre humide, sont les conditions nécessaires et suffisantes pour l'obtention d'une Toile *fixée*.

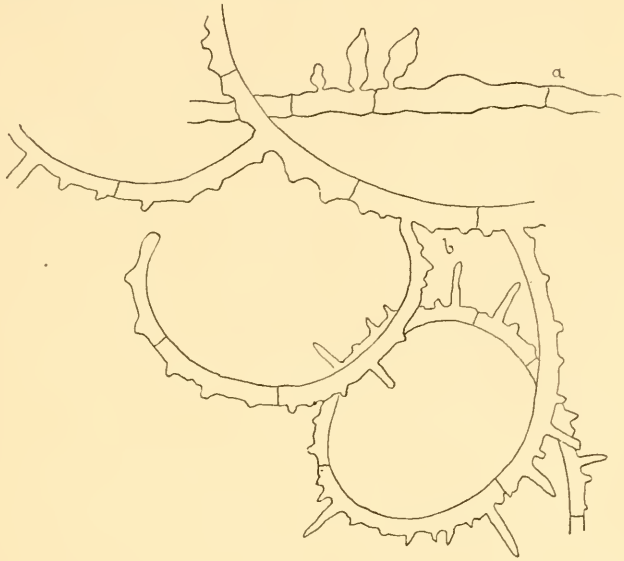



Fig. 74. — Mycelium du *Botrytis cinerea* : *a*, dans une solution de $\frac{\text{Peptone } 1 + \text{Acide citrique } 1{,}5}{100}$ ; *b*, dans une solution de $\frac{\text{Peptone} + \text{Na Cl } 7{,}5}{100}$ (Gross. 500.)

## Concentration et Osmose

La concentration des solutions nutritives entraîne une gêne manifeste dans le développement du *Botrytis cinerea :* il ne se produit rien avec $\frac{\text{Peptone } 1 + \text{Na Cl } 15}{100}$ ; le développement est faible et sans fructification pour une dose de Na Cl 7, 5; avec Na Cl 3,7, le développement est un peu moins faible et il se produit des fructifications ; il est assez abondant s'il n'y a

dans la solution que 1,8 pour 100 de sel. Dans la solution à 3,7 pour 100, les pieds fructifères sont courts (influence constatée sur les autres espèces que nous avons étudiées dans ce travail) et très larges, ayant de 16 à 32 $\mu$ d'épaisseur ; ils ne portent qu'un étage de ramifications ; de plus, les renflements en boule des extrémités sont ici très volumineux, les spores sont elles-mêmes dilatées ; elles présentent la prolifération de passage à l'état stérile, mais le tube émis par la spore reste toujours assez court.

Le mycelium dans les solutions à 1,8 Na Cl présente presque toujours la forme à prolongements en dents de scie figurée (fig. 74) ; ces prolongements sont tous situés d'un même côté du filament.

Dans des solutions de $\frac{\text{Peptone } 1 + \text{Acide citrique } 1,8}{100}$ le mycelium est fréquemment dilaté et produit parfois de petites ampoules latérales (fig. 74, *a*). C'est un effet analogue à celui que produit l'acide tartrique sur divers champignons, effet que nous avons indiqué antérieurement.

## Prophylaxie de la maladie de la Toile

De la connaissance théorique des conditions qui provoquent la transformation du *Botrytis cinerea* en Toile, nous pouvons déduire quels sont les moyens pratiques capables d'empêcher la Toile de se produire dans les cultures.

Le terreau employé en horticulture, chargé de détritus végétaux renfermant du *Botrytis cinerea*, est le principal agent d'infection ; ce sera donc une excellente chose, pouvant prévenir de nombreux cas de Toile, de le stériliser en le maintenant dans l'eau bouillante pendant un temps suffisant, ou en le calcinant, de veiller à une parfaite propreté des serres et engins quelconques, et de séparer immédiatement des cultures tout végétal ou portion de végétal tendant à se décomposer. Il faudrait aussi supprimer dans les nouvelles installations les

châssis chauffés par le procédé antique de la fermentation du fumier, et faire emploi du thermosiphon ou de tout autre mode de chauffage : air chaud, fumée, etc., pour opérer à l'abri des matières organiques, car le fumier est le rendez-vous d'une multitude d'organismes dangereux, qui se trouvent ici dans les conditions de chaleur, d'atmosphère confinée, d'humidité, qui facilitent leur propagation et exaltent encore leur virulence.

Les succès obtenus par M. Opoix[1], au Luxembourg, pendant une expérience de six années, durant laquelle il ne faisait usage que de terreaux stérilisés, employés dans des installations dont la bonne tenue est notoire, est pour nous un garant de l'efficacité du procédé que nous préconisons plus haut.

Nous ajouterons qu'en vertu même des résultats de nos recherches, si les soins d'une méticuleuse propreté ne sont pas observés, si des spores ou du mycelium de Botrytis viennent au contact des cultures, le dangereux cryptogame fera sa réapparition, malgré la stérilisation du terreau, quatre ou cinq jours après la nouvelle infection. Il n'y aura plus d'autre remède alors que des aspersions ou pulvérisations avec la solution suivante : sulfate de cuivre 2 gr. 50, ammoniaque liquide, 2 gr, 40 pour un litre d'eau, solution dite de Rozain, du nom de son auteur, qui donne au parc de la Tête-d'Or, à Lyon, des résultats très satisfaisants[2].

Il est à remarquer que la Toile n'a commencé à faire des ravages dans les cultures lyonnaises que depuis une quinzaine d'années, à partir du moment où les horticulteurs ont pris l'habitude de chauffer fortement couches et châssis pour faciliter les germinations ou la reprise des boutures[3].

[1] M. Opoix, chef de culture des jardins du Luxembourg. Communication à la Société d'horticulture de France, le 11 mars 1897.

[2] Voir le *Journal de la Société d'horticulture pratique du Rhône*, 1894, p. 42 et 167; 1896, p. 113; 1897, p. 99.

[3] Nous devons cette communication à l'obligeance de M. Viviand-Morel, président de la Société botanique de Lyon.

Sans insister sur ce point que les températures élevées ne sont pas toujours les plus convenables pour la germination, car il existe pour chaque graine un optimum de température au delà duquel la germination est retardée, nous ferons remarquer que nos résultats, en ce qui concerne l'action d'une chaleur de 30 à 35° c. et celle d'une grande humidité sur le développement rapide de la *Toile*, se trouvent confirmés par l'observation due à des praticiens que nous venons de relater.

Comme conclusion, il serait sage, dans les établissements sujets à la Toile, de revenir aux anciennes méthodes de boutures, de ne point agir avec des températures dépassant 25° c., et, surtout, d'aérer le plus possible ; cela pour éviter les hautes températures et l'excès d'humidité atmosphérique, si favorables, surtout lorsqu'ils coïncident, au développement du parasite.

### Formes sporidifères du *Botrytis cinerea*.

Dans des conditions que nous énumérerons plus loin, les conidies *Botrytis cinerea* donnent en germant, par un ou plusieurs points de leur surface, un mycelium blanc, très grêle, cloisonné. Ce mycelium produit des « sporidies » fort petites, rondes, présentant fréquemment à leur centre un point réfringent (gouttelette d'huile?) ; elles sont généralement disposées en chapelet. Ces sporidies sont quelquefois presque sessiles et solitaires à la façon des fructifications de Dematium (fig. 75, *a)*; le plus souvent elles sont placées à l'extrémité de stérigmates (fig. 75, *b*, *c)* ou de véritables pieds fructifères ramifiés à la façon des Penicillium (fig. 75, *d*, *e*, *g*, *k)*, des Aspergillus comme en *l*, et des Sterigmatocystis comme en *f*.

De Bary[1] a déjà signalé l'existence et décrit sommairement quelques formes de ces appareils, qu'il appelle spermaties, se produisant sur le mycelium qui provient de la germination d'ascospores de *Sclerotinia Fuckeliana*. Il ne fixe point les

[1] De Bary, *Vergleichende*, 1884, p. 263, fig. 116.

conditions de leur germination. D'ailleurs, ces curieuses formations ont été rencontrées chez beaucoup de Pezizes, particulièrement chez celles qui composent les groupes très voisins des Sclerotinia (Fuckel) et Stromatinia (Boudier).

Tulasne[1] en obtient par germination des ascospores de

Fig. 75 — Formes à sporidies du *Botrytis cinerea*. (Gross. 350)

*Peziza tuberosa* (Hedw.) Fuck., *P. bolaris* (Batsch) et *Durieuana* (Tul.), *P. cyclichnium* (Tul.).

De Bary[2] a constaté la présence de fructifications analogues sur de vieilles cultures de *P. tuberosa*, *P. sclerotiorum* et chez des Sordaria *(S. curvula, minula, decipiens)*.

M. Brefeld[3] en observe, après de Bary, dans une culture

[1] *Ann. des sc. nat.*, 3e série, t. XX, p. 174, et *Carpologia*, III, pl. XXII.
[2] *Loco citato.*
[3] *Schimmel*, IV, p. 113, 1871, pl. IX, fig. 16, 17, 18.

de *Peziza (Sclerotinia) tuberosa*, il les décrit et les figure avec détail.

Woronine[1] les retrouve dans la germination de diverses spores des Stromatinia des fruits de Vaccinium.

M. Prillieux[2] les obtient par germination des conidies et ascospores du *Stromatinia Linhartiana* (Pr. et Del.).

Aucun de ces auteurs n'a pu obtenir de germination de ces sporidies.

### Conditions de la production des sporidies.

Nous avons fréquemment constaté la production de ces sporidies sur des germinations de spores de *Botrytis cinerea* s'effectuant dans des conditions défavorables : dans l'eau pure, dans des solutions faiblement nutritives, sur toutes les cultures très âgées où elles deviennent prédominantes, atteignant parfois un développement énorme, et aussi dans des gouttelettes suspendues de liquides très nutritifs, comme le bouillon de viande ou des solutions de peptone. Il est certain que, dans ce cas, l'atmosphère confinée qui règne dans ces cellules parfaitement closes, crée des conditions défavorables ; on n'observe pas ces sporidies sur les mêmes liquides dans des cultures en grand, aérées.

Nous avons obtenu un développement riche et rapide de sporidies dans une culture sur solution de glucose à 10/1000 en flacon d'Erlenmeyer. Les spores du Botrytis germaient en filaments très grêles et ramifiés (fig. 75, *k*). Nous y avons observé une fois le cas curieux d'une spore ayant donné simultanément la fructification normale du Botrytis et un filament portant des sporidies (fig. 75, *i*): cet individu établit nettement le passage entre les deux formes. Cette culture, poursuivie dans un deuxième flacon, a donné des appareils conidiens généralement

[1] Ueber die Sclerotienkheiten der Vaccinien-Beeren (*Mém. de l'Ac. imp. des sc. de Saint-Pétersbourg*, VII^e série, t. XXXVI).

[2] *Maladies des plantes agricoles*, t. II, 1897, p. 440, fig. 455.

modifiés de la façon particulière que nous avons décrite pour ce milieu et, plus tard, les membranes produisent un mucilage abondant, qui donne à la culture l'aspect d'une gelée épaisse.

Des cultures sur même solution de glucose à 1 pour 1000, placées à l'étuve à 30 degrés, n'ont pas donné de sporidies, non plus que dans des solutions à 40 pour 1000 faites soit à 30 degrés, soit à la température ordinaire.

Un substratum peu nutritif et une température assez basse, l'épuisement du milieu nutritif, nous semblent réaliser les conditions les plus favorables à la production des sporidies.

Le Botrytis ensemencé dans une solution de peptone à 20 pour 1000, dans un bouillon de viande liquide ou solidifié par l'agar-agar et maintenu à la température ordinaire, donnait bientôt un abondant développement de la forme normale. Examinées après un mois, ces cultures montraient les filaments fructifères désorganisés et les spores libres, beaucoup de celles-ci avaient germé au sein du liquide, dont la valeur nutritive était notablement amoindrie, en donnant non plus de grêles filaments, mais des tubes de la dimension du *Botrytis cinerea* proprement dit. Ils produisent sur leur trajet ou à leur extrémité de riches ramifications sporidifères. On obtient ainsi des cultures luxuriantes de la forme à sporidies. Ces organismes à mycelium volumineux et de couleur foncée établissent une transition entre la forme conidienne normale et la forme habituelle à sporidies, caractérisée par des filaments grêles et réfringents.

### Signification des formes à sporidies.

Pas plus que les botanistes qui ont étudié ces sporidies chez différentes Pezizes, nous n'avons réussi à obtenir leur germination. Nous nous croyons donc autorisé à considérer ces organes, absolument inutiles actuellement, comme des restes ou témoins d'une organisation antérieure plus simple, en voie de disparition, qui se révèle encore facilement à nous par

retour atavique, lorsque le végétal vit dans des conditions défavorables.

*En résumé*, à côté des formes caractéristiques du polymorphisme normal, il peut se produire d'autres formes par variation des premières sous l'influence du milieu.

C'est ainsi que nous avons obtenu :

1° Une forme stérile susceptible d'être fixée, qui est précisément le mycelium qui constitue la maladie appelée *Toile* par les horticulteurs. Nous avons décrit une série de formes variées intermédiaires entre cette *Toile* et le Botrytis.

2° Une forme stérile à sporidies (déjà signalée par de Bary).

La transformation du *Botrytis cinerea* en *Toile* a lieu sur terre humide (substratum médiocrement nutritif pour le champignon), à une température optimum entre 30 et 35 degrés, dans une atmosphère dont l'état hygrométrique est voisin de la saturation. Dans ces conditions, cette forme est indéfiniment fixée. Elle se produit encore à basse température, toutes les autres circonstances étant égales d'ailleurs. Dans ce cas, elle n'est pas fixée et est beaucoup moins dangereuse pour les végétaux. Sur des milieux plus nutritifs que la terre, placés soit à une température élevée, soit dans une atmosphère très humide, soit surtout quand ces conditions sont combinées, on obtient une série de transformations variées, et la production de formes stériles moins complètement modifiées que la Toile. Ces formes, replacées dans les conditions favorables au développement du Botrytis normal, font retour au type au bout d'un temps à peu près égal à celui qu'a nécessité leur production. Ces faits, de fixation de forme et de retour au type, nous paraissent présenter un certain intérêt au point de vue biologique.

Les données obtenues nous permettent d'établir une prophylaxie de la maladie de la Toile.

La concentration des solutions nutritives provoque la diminution de la longueur des pieds fructifères, leur dilatation, des déformations du mycelium submergé, et un retard dans la germination.

Nous décrivons ensuite des formes particulières de productions sporidifères, qui sont probablement les représentants ataviques de formes ancestrales. Les sporidies se produisent sur milieu nutritif incomplet, ou après épuisement, sur milieu plus nutritif; basses températures, etc., et en général dans des conditions notoirement défavorables.

---

# RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES[1]

Le cycle évolutif des champignons comprend généralement un certain nombre de formes le plus souvent en rapport avec un mode de reproduction spécial. Mais cette alternance de génération est sous la dépendance des conditions de milieu, de telle sorte que, celles-ci étant une fois connues, on peut à volonté obtenir l'une ou l'autre forme et les conserver exclusivement. Chacune des formes caractéristiques est elle-même susceptible de variations, quelquefois assez importantes, correspondant aux modifications des circonstances ambiantes.

Il n'y a donc pas lieu de considérer, dans les variations et l'alternance des appareils reproducteurs, le jeu de forces internes plus ou moins insaisissables, propres aux différents champignons.

Les recherches expérimentales que nous avons faites étayent de faits nouveaux cette proposition que les phénomènes de la vie sont sous l'étroite dépendance des conditions extérieures.

Nos études sur les conditions qui provoquent l'apparition de tel ou tel mode de reproduction ont particulièrement porté sur deux espèces : l'*Aspergillus variabilis* et le *Mucor spino-*

[1] Nous renvoyons pour plus de détails, aux courts résumés placés dans le corps de l'ouvrage.

*sus*. Nos résultats corroborent généralement ceux qu'a obtenus Klebs avec l'*Eurotium herbariorum* et le *Mucor racemosus*.

Pour *Aspergillus variabilis*, étant donnée une température optima de 35 à 40 degrés et une alimentation suffisamment complète, la production de l'appareil conidien réclame la présence de l'air constamment renouvelé, et la quantité de conidies produites est proportionnelle à la sécheresse de l'atmosphère, autrement dit croît avec la transpiration qui se produit dans la plante. Dans une atmosphère trop humide, cette fonction est gênée, la plante multiplie la surface du mycelium, par lequel elle s'accomplit surtout. Il en résulte, alors, une prédominance de l'appareil végétatif. La production des sclérotes est d'autant plus intense que les conditions sont plus opposées à celles qui favorisent la production de l'appareil conidien.

Le même fait ne se produit pas pour les Mucorinées que nous avons étudiées. Là l'intensité du développement de l'appareil sporangifère augmente avec la fraction de saturation de l'atmosphère, et diminue avec elle. Chez le *Mycocladus verticillatus*, la production des zygotes est fonction de la sécheresse de l'atmosphère et de l'épuisement du milieu en substances nutritives. La présence de l'air est nécessaire à la production de sporanges *normaux*; l'air paraît jouer ce rôle grâce à l'existence de l'oxygène.

Le *Mucor spinosus* donne lieu à deux types de mycelium continu : l'un prédominant dans les milieux nutritifs riches en substances hydrocarbonées, le deuxième spécial à ceux chez lesquels dominent les aliments azotés. Certaines substances, comme les acides citrique ou tartrique, sont douées d'un pouvoir osmotique particulier et provoquent un gigantisme remarquable.

Il y a lieu encore de considérer, chez le *Mucor spinosus* : le mycelium cloisonné, le mycelium végétant en levure et le mycelium à chlamydospores. La pression osmotique favorise le cloisonnement du mycelium, qui pourra évoluer, dès lors, dans deux directions différentes : les cellules produites donnent

la forme levure si elles se trouvent dans un milieu fermentescible et riche en matériaux assimilables; si, au contraire, elles sont dans un milieu faiblement nutritif, fermentescible ou non, elles épaississent leur paroi, qui tantôt se confondra avec la membrane du filament (forme de transition), tantôt en sera distincte ; elles constitueront alors les chlamydospores.

Chacune des formes caractéristiques des espèces étudiées par nous, *Aspergillus variabilis*, *Mucor spinosus*, *Mycocladus verticillatus*, *Penicillium glaucum*, *Clonostachys candida*, *Oospora crustacea*, *Botrytis cinerea*, dont le choix n'a point été prémédité (ce qui donne un caractère de généralité à nos observations), mais que nous avons étudiées au hasard de leur rencontre, nous ont montré une grande variabilité.

Les modifications obtenues correspondent surtout à la composition chimique du substratum. La constitution physique du milieu influe principalement par la concentration.

La concentration agit en provoquant le retard des germinations, un raccourcissement des appareils aériens et leur dilatation, et, enfin, la prédominance de l'appareil végétatif submergé, elle favorise le cloisonnement. Pour de faibles concentrations, ces effets osmotiques ne se font point sentir, et si la concentration diminue au delà d'une certaine limite, il se produit encore une prédominance de l'appareil végétatif submergé, résultant alors d'une alimentation insuffisante.

En faisant varier le milieu d'une façon méthodique, nous avons obtenu un grand nombre de variétés de chacune de ces espèces.

Ces variétés se maintiennent indéfiniment sur le même milieu; transportées sur un autre milieu, on constate qu'elles ont subi un commencement de fixation Nous avons obtenu dans des conditions bien déterminées une modification stérile du *Botrytis cinerea*, qui constitue une race *indéfiniment fixée*, sans possibilité de retour.

La fixation des variations obtenues dépend d'un ensemble complexe de conditions qu'il est difficile de réaliser exacte-

ment ; une seule de ces conditions venant à manquer, la stabilité devient incomplète ; de plus, elle est fonction du temps, ce qui est une difficulté pratique pour la réalisation des expériences[1].

L'*Aspergillus variabilis* est susceptible, par le fait d'une alimentation incomplète, d'une curieuse adaptation à la vie submergée. Cette adaptation se fait par prolifération de toutes les parties de l'appareil fructifère. A l'intérieur du liquide, la végétation peut se maintenir longtemps sous cette forme. Finalement, on n'a plus qu'une masse d'apparence mycélienne complètement stérile. Cette végétation ne correspond donc pas seulement à l'appareil végétatif du champignon, mais il a même valeur morphologique que la plante complète. Une semblable adaptation existe très probablement chez un grand nombre de champignons.

Un degré plus avancé d'adaptation de l'*Aspergillus variabilis* et du *Penicillium glaucum* à la vie submergée, dans des

[1] Les expériences de Hunger, celles de M. Ray et les résultats que nous avons obtenus nous-même, ne nous semblent guère cadrer avec la théorie de Weismann et des néo-darwiniens, théorie que nous rappellerons en quelques mots : suivant ces biologistes, les variations qui affectent les cellules somatiques sont sans importance et non héréditaires ; la production des variétés dépend seulement des modifications qui atteignent le plasma germinatif, celui-ci se modifiant spontanément et comme par hasard. Ces variations sont héréditaires. Le plasma germinatif ainsi modifié agissant sur les cellules voisines, entraîne leur modification ; il se fait une *intra-sélection* qui va s'accentuant de plus en plus, tellement qu'à un moment donné la modification se traduit sur le soma. C'est à ce moment seulement qu'intervient la sélection entre individus, la sélection comme l'entendait Darwin. Nous avons vu, d'après les travaux ci-dessus mentionnés, que la variation, sous l'influence d'un milieu déterminé, affecte les éléments reproducteurs comme les cellules somatiques (pourvu que ces modifications portent sur l'ensemble de ces cellules somatiques), et qu'ils sont capables de transmettre les caractères acquis. Le fait qu'il se produit toujours la même forme pour un même milieu doit faire écarter l'idée de modification fortuite du plasma germinatif comme point de départ de la variation.

milieux de composition chimique très anormale, est la production de formes dématioïdes, probablement par retour à une forme ancestrale commune.

En somme, s'il n'y a pas transformation des espèces les unes dans les autres, sous nos yeux et dans le court intervalle d'observations de laboratoire, comme le voulaient les anciens polymorphistes, du moins y a-t-il grande variabilité dans l'espèce. Nos résultats s'ajoutent à ceux qui ont été obtenus durant ces dernières années, pour montrer combien la délimitation de ce groupe est encore plus difficile à réaliser chez les champignons que dans les autres classes de végétaux. On a dû souvent se méprendre sur la valeur à attribuer aux caractères pour séparer les genres et les espèces, car les variations obtenues expérimentalement (c'est-à-dire en concentrant les conditions différentes qui peuvent se rencontrer dans la nature) en partant d'une même forme, sont assez profondes pour fournir des caractères de la nature de ceux sur lesquels les mycologues ont l'habitude de fonder des espèces et même des genres.

La constatation de ces variations peut donc amener, quelquefois, à faire rentrer dans une même entité spécifique des formes considérées jusque-là comme autonomes.

On peut arriver à établir l'identité spécifique : 1° De formes végétatives avec des formes conidiennes ; c'est ce que nous avons fait en établissant que le mycelium stérile qui constitue la maladie de la Toile est un état particulier du *Botrytis cinerea*, et en montrant que la plupart des végétations des solutions, d'apparence mycélienne (anciens Hygrocrocis), doivent être rapportées généralement au *Penicillium glaucum* et aussi à des Aspergillus, quelquefois même à des Mucorinées ;

2° De formes conidiennes entre elles : c'est ainsi que nous sommes parvenu à établir l'identité spécifique très probable de *Clonostachys candida* et *Acrostalagmus albus*, de *Oospora crustacea* et *Monilia candida* ;

3° De formes conidiennes (anciens Hyphomycètes) et de formes supérieures : nous avons montré que l'*Oospora crus-*

*tacea* a pour forme parfaite un Chœtomium, le *Chœtomium oospora* sp. nov. ; de plus, l'étroite affinité des Clonostachys et des Acrostalagmus nous a permis de rattacher les premiers aux Ascomycètes du genre Hypomyces.

Nous avons encore apporté, comme résultats concernant la botanique spéciale, la description complète d'un genre nouveau de Mucorinées à végétation indéfinie, le *Mycocladus verticillatus*, et celle de nombreuses variétés nouvelles d'espèces connues.

Nous avons prouvé que le *Sporendonema casei* Desm. est bien une espèce distincte du *Torula casei* Corda (*Oospora crustacea* Saccardo).

L'étude complète du développement des espèces que nous avons étudiées nous a permis de formuler des hypothèses sur leur phylogénie et d'établir des affinités de groupes actuels.

Tels sont le phylum Dematium (vie submergée) ; Oospora, Penicillium, Aspergillus à stérigmates simples ou ramifiés (vie aérienne). Rien ne nous semble motiver la distinction d'un genre Sterigmatocystis. Nous croyons au phylum ou tout au moins aux affinités des Acremonium, Cephalosporium, Stachylidium, Acrostalagmus et Clonostachys.

Enfin nous avons étudié un certain nombre de faits susceptibles d'applications pratiques :

Nous avons constaté que le *Penicillium glaucum* et la plupart des autres espèces par nous étudiées peuvent, si elles végètent dans des substances assez nutritives, être mises au contact de doses assez fortes de substances toxiques sans en être trop incommodées. Ces doses sont directement proportionnelles à la quantité et à la qualité de l'aliment. Il faut donc, dans la pratique, soit, par exemple, pour le traitement des maladies des plantes au moyen d'antiseptiques, tenir le plus grand compte du véhicule employé d'une part, de la nature du substratum sur lequel vit le champignon d'autre part ; cela, sous peine de s'exposer à de graves mécomptes.

De plus, la connaissance à laquelle nous sommes arrivé, des

conditions qui favorisent la transformation du *Botrytis cinerea*, généralement saprophyte, en la forme Toile, si dangereuse pour les végétaux, nous a permis d'établir une prophylaxie de cette maladie des plantes.

Ce travail a été fait au Laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de l'Université de Lyon, que dirige M. le professeur R. Gérard. Nous sommes heureux de remercier ici notre cher Maître de la bienveillance constante qu'il nous a témoignée et qui a beaucoup facilité nos études. Nous lui exprimons notre profonde gratitude.

Nous remercions encore M. Ray, maître de conférences, qui a bien voulu s'intéresser aussi à notre travail, et nos amis MM. Chifflot et Faucheron, du Laboratoire de botanique, qui ont mis à notre disposition des matériaux d'étude, avec la plus parfaite obligeance.

---

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE


1824. Agardh (C.-A.), *Systema algarum*, Lundae.

1894. Aderhold Rudolf, Untersuchung. über reine Hefen., III Theil : Die Morphologie des deutschen *Saccharomyces ellipsoideus* Rassen *(Landw. Jahrbücher*, 1894, pp. 587-620).

1895. Bachmann, Einfluss des ausseren Bedingungen auf die Sporenbildung von *Thamnidium elegans (Bot. Zeit.*, LIII, 107-130, une planche).

1852. Bail, Mykologische Berichte *(Botanische Zeitung). Trichothecium roseum* et *Verticillum ruberrimum.*

1856. — *Bericht der Bot. Section der Vaterl. Gesellschaft in Schlesien*, 30 oct. 1856.

1857. — Ueber Hefe *(Flora).*

— — *De faece cerevisiae* (Dissertatio inaugur. botanica quam consensu et auctoritate ampl. philos. Ord. in alma univers. Viadriona ad summos in philosophia honores, etc., d. XVIII, III Maii MDCCCLVII. Traduct. allem. in *Flora ;* Ueber Hefe, 1857).

1860. — Ueber Krankheiten der Insekten durch Pilzen *(Verhandl. der 35 Naturforsch. Versamm. in Königsberg Botan.*, avec 2 planches).

1861. — Die wichtigsten Sätze des neueren Mykologie *(Nova Acta Leop.*, Bd. XXVIII, 1861).

1867. — Ueber Krankheiten erzeugende Pilzen *(Wiener med. Wochens.*, 1867).

— — *Hedwigia*, n° 12.

— — Ueber Mycologie (in *Sitzung. der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte*, 20 sept. 1867., une planche).

1867. Bail, *Mittheilungen über das Vorkommen und die Entwickelung einiger Pilzformen* (Separat Abdruck aus dem Programm der Realschule, Dantzig, 1867).

1868. — Mittheilungen über Pilzverwandlungen *(Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Dresden*, 1868).

— — *Parasitologische Untersuchungen*, Leipzig.

— — *Jahrb. zur Beförderung des Seidenbaues in Brandenburg*, Potsdam, 1868. Depuis 1869. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, Jeur. 1869.

1869 — *Ueber Pilzepizootien des forstverhecrenden Raupen*, Dantzig, 1869 (une planche).

1880. Bainier, Sterigmatocystis et Nemotogonium *(Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXVII, p. 30).

1883. — Observations sur les Mucorinées et sur les zygospores des Mucorinées *(Ann. des sc. nat.*, 6e série, XV, 1883).

1891. — Nouvelles observations sur les Zygospores des Mucorinées *(Ibid.*, XIX, 1884).

1872. Baranetzki, Entw. d. *Gymnoascus Reessii (Bot. Zeit*, 1872).

1853. Bary (Anton de), *Untersuchungen über die Brandpilze und die durch sie verursachten Krankheiten der Pflanzen mit Rücksicht auf das Getreide und Andere Nutzpflanzen*, mit 8 lithogr. Tafeln. Berlin (Müller), 1853, 8, VIII, u. 144 S.

1854. — Ueber die Entwickelung und den Zusammenhang von *Aspergillus glaucus* und Eurotium *(Botanische Zeitung*, n° du 23 juin et suivants, planche XI).

1862 et 1863. — Die neuesten Arbeiten über Entstehung und Vegetation der niederen Pilze, in besondere Pasteur's Untersuchungen *(Flora*, 1862 et 1863).

1863. — *Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten*, Leipzig, 1863.

— — Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Mémoire pour servir de réponse à une question proposée par l'Académie des sciences en 1861 *(Ann. des sciences naturelles*, 1863).

1863, 1865, 1866. — Neue Untersuchungen über Uredineen *(Monatsber. der Berliner Akademie*, 1863, 1865-1866) et *Annales des sciences naturelles*, série V, t. V, p. 162).

1867. — Bericht über die in den Cholera-Ausleerungen vorgefunden Pilze *(Virchow und Hirsch herausgegeben Jahresberichte über die Leistungen und Forschritte in der gesammten*

*Medicin*, II, Iahrg. 1867, Bd., I Abth., p. 240-52, analysé in *Botan. Zeit.*, 1868, p. 686 et suivantes).

1868. Bary, Zur Beurtheilung der Pilzschriften des Herrn Hallier (*Botanis. Zeitung*, n° 18, I, p 294, 1er mai 1868).

1864. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze (*Abhandl. der Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft zu Frankfurta. M.*, 1re série, 1864; 2e série en collaboration avec Woronin en 1866; 3e série en collaboration avec Woronin, 1870).

1866. — Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten (*Hofmeister's Handbuch des physiologischen Botanik*, II, Leipzig, W. Engelmann, 1866).

1869. — Ueber Schimmel und Hefe (Heft, 87 und 88 der *Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge, herausgegeben von Virchow und Holtzendorff*, Berlin, C. G. Lüderitz, 1869).

1870. — *Eurotium*, *Erysiphe*, *Cicinnobulus* nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Ascomyceten (*Beiträge z. Morph. u. Physiologie d. Pilze*, III, mit Tafel, VII bis XII).

1884, — *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien*, Mit 198 Holzschnitten (Leipzig, W. Engelmann, 1884).

— — Der Entwickelung der Ascomyceten (*Vergleich. Morphol. u. Biol. der Pilze*, Leipzig, 1884, p. 243 et suiv.).

1872. Bastian, Charlton, *Proceedings* de mars 1872 de la Société royale de Londres.

1877. Bauke (H.), Zur Entwickelungsgesch. d. Ascomyceten (*Bot. Zeit.*, 1877, 313).

1898. Beauverie (J.), Hygrocrocis et *Penicillium glaucum* (*Soc. de botanique de Lyon*, séance du 11 mai 1897).

1899. — *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, séances du 27 mars et du 15 mai 1899.

— — Sur la maladie de la Toile *l'Horticulture nouvelle*, Lyon. n° du 25 avril 1899).

— — Sur le polymorphisme de l'appareil conidien du *Sclerotinia Fuckeliana*. Le *Botrytis cinerea* et la maladie de la Toile (*Annales de la Soc. bot. de Lyon*, XXIV, 1899).

1899. Beauverie (J.) et Vaney (C.), Sur l'*Isaria arbuscula* (Hariot), (*Ann. de la Soc. linnéenne de Lyon*, XLVI).

1869. Béchamp (S.), *de la Reproduction des animaux inférieurs* (thèse pour le concours d'agrég. de la Fac. de méd.).

1875. Béchamp (S.), *Associat. française pour l'avanc. des sciences*, congrès de Nantes, 19 et 26 août 1875. Sur les fonctions des mycrozymas et leur rôle dans la nature.

1883. — *Les Mycrozymas dans leurs rapports avec l'hétérogénie, la physiologie et la pathologie*, etc., Paris, J.-B. Baillière, 1883.

1874. Bellynck, Rapport sur le mémoire de M. Gilkinet (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XXXVIII, 1874, p. 725).

1894. Benecke, Ueber mineralisehe Nahrung der Pflanzen Speciell der Pilze (*Verb. Ges. Deutschr. Naturf. Aerzte* 66, p. 172, 1894, Wien).

1896. — Die Bedeutung des Kaliums und des Magnesiums für Entwickelung und Wachsthum des *Aspergillus niger* einiger anderer Pilzen (*Bot. Zeit.*, LIV, 1897).

1857. Berkeley (Rev. M. J.), *Introduction to cryptogamic botany*, with 127 illustrations on wood, drawn by the authors, H. Baillière, London.

1892. Berlèse (A.), Sur le développement de quelques champignons nouveaux ou critiques (*Bul. Soc. mycol. de France*, t. VIII, p. 94, 1892).

— — Première contribution à l'étude de la morphologie et de la biologie de Cladosporium et Dematium (*Bull. de la Soc. mycolog. de France*, 1895, t. XI, p. 34).

1890. Billet, Contribution à l'étude de la morphologie et du développement des Bactériacées (prix Montagne) (*Bulletin scientif. de la France et de la Belgique*, 1890).

1851 Bonorden, *Handbuch des Allgemeinen Mycologie*, Stuttgart, 8 vol. 1851.

1860. — *Abhandlungen aus d. Gebiete der Mycologie*, Halle, 1864.

1864. — *Zur Kenntniss einiger d. wichtigsten Gattungen d. Coniomyceten u. Cryptomyceten*, Halle, 1860.

— — *Abh. naturf. ges. Halle*, VIII.

1895. Boulanger (E.), Sur le Polymorphisme du genre *Sporotrichum* (*Rev. gén. de Bot.*, t. VII).

1897. — Développement et polymorphisme du *Volutella Scopula* (*Journal de Bot.*, t. IX, 1897).

— Brefeld (O.), *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze*, I-IV, Leipzig, 1872, 1874, 1877. — V. Botanische Unters. über Hefenpilze, 1880. — VI-X, Unters. aus dem Gesamtgebiete der Mykologie, 1887, 1891.

1873. — Untersuch. über die Allkoholgährung (*Abh. der physik. medic. Gesells. zu Würzburg*).

1873. Brefeld, *Mucor racemosus* und Hefe *(Flora)*.

1874. — Methoden zur Untersuchungen der Pilze *Separat-Abdruck aus den Verhandl. der phys. med. Gesellsch.*, t. VIII, 1874.

1875. — Neue Culturmethode für die Untersuchung. der Pilze *(Sitzungsb. d. Gesell. naturforsch. Freunde zu Berlin*, 1875).

— — Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforscheuder Freunde zu Berlin. Sitzung. am 20 Juli 1875 *(Botanische Zeitung*, pp. 834 et 845, 17 et 24 décembre 1875).

1870. Carnoy (J.-B.), Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons *(Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, 1870, IX, pp. 157 et suiv., 9 planches).

1862. Carter, *Ann. Magaz. nat. hist.*, IX, p. 444.

1863. — *Id.*, pp. 30-51.

1899. Chanoz (Dr A.-M.), *Considérations sur la pression osmotique et quelques propriétés des dissolutions*, applications à la biologie, Lyon, A. Rey et Cie, 1899.

1895. Chauveau et Phisalix, Contribution à l'étude de la variabilité et du transformisme en microbiologie, à propos d'une nouvelle variété du bacille charbonneux *(Bacillus anthracis claviformis) (Comptes rendus*, t. CXX, 1895, 1er semestre).

1884-1885. Cocardas, *Journal de micrographie*, 1884-1885. — *Bull. de la Société bot. de France*, t. XXXI, 1884, le Penicillium ferment dans les eaux distillées. — *Ibid.*, Idées nouvelles sur la fermentation, pp. 12-19, etc.

1863. Cœmans, Recherches sur le polymorphisme et les divers appareils de reproduction chez les Mucorinées *(Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 2e série, t. XVI, 1re partie, p. 68; 2e partie, p. 177).

1863. Cohn (F.), Untersuch. über Bacterien *(Beiträgen zur Biol. des Pfl.*, 1870 à 1876).

1884. — *(in* Lichtheim, *Zeitschr. f. klin. Med.*, VII.

1888. Costantin (J.), *les Mucédinées simples*, histoire, classification, culture et rôle des champignons inférieurs, etc., Paris, Klincksiek, 1888.

1889. — Sur les variations des Alternaria et des Cladosporium *(Rev. gén. de bot.*, 1889. p. 464, 2 planches).

1893. — Remarque sur la convergence des formes conidiennes *(Rev. gén. de Bot.*, 1893, t. V, p. 84).

1894. Cramer, Die Zusammenstellung der sporen von *Penicillium glaucum* and ihre Beziehung zur widerstandsfähigkeit derselben

gegen aüssere Einflüsse (*Archiv f. Hygiene*, Bd. XV, 1894, p. 197).

1860. Cramer, *Vierteljahrsschrift der naturforschenden Gesellschaft*, in Zurich, 1860.

1897. Dangeard (P.-A.), Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*le Botaniste*, p. 245).

— — Du rôle de l'histologie dans la classification des champignons (*le Botaniste*, 5e série, 6e fasc., 10 juillet 1897, p. 315).

1827. Desmazières (J.-B.-H.-J.), Observations sur le *Sporendonema casei*, nouveau genre de Mucédinées (*An. des sc. nat.*, t. XI).

1894. Diakonow, Typische Repräsentanten des Lebenssubstrates. (*Arb. St.-Petersb. Naturf. Ges.*, Bd. XXIII, 10 planches).

1818. Ehrenberg, *Sylvæ mycologicæ berolinense*, Berolini, 1818.

1820. — *De mycetogenesi in Leopoldina*, etc

1880. Eidam, Ueber die merkwürdige Entwickelungsgeschichte eines mennig bis orange rothen Schimmelpilzes, des *Sp. Casei* (*58 Jahresb. d. Schlesisch. Gesells. f. vaterl. Cultur*, 1880).

1883. — Zur Kenntniss der Entwickelung des Ascomyceten (*Cohn's Beitr. z. Biol.* III, Heft. 3).

1890. Elfving, *Studien u. d. Einwirkung des Lichtes auf die Pilze*, Helsingfors, 1890.

1899. Errera (L.), Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire, d'après les expériences de M. le Dr Hunger (*Bull. de l'Ac. roy. de Belgique*, classe des sciences, pp. 81 102).

1889. Eschenhagen, *Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener konzentration auf Schimmelpilze* (Inaug. Dissert., Stolp, 1889).

1885. Ferran (J.), le Microbe du choléra. Sa morphogénie, son action pathogénique et prophylactique (*Independencia Medica*, n° 19, année XX. — *Revista de Medicina y de Farmacia*, Barcelona, 1er avril 1885).

1892. Fischer (A.), Phycomycetes (*Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland*, etc., 2 Aufl., Bd. I, Abtheil. IV, 1892).

1850. Fresenius, *Beitr. zur Mycol.*

1821-1832. Fries, *Systema mycologicum Gryphiswaldiæ*.

1828. — *Elenchus fungorum. Gryphiæ*.

1849. — *Summa vegetabilium Scandinaviæ. Holmiæ et Lipsiæ*.

1867 1868. Füisting, Zur Entwickelungsgesch. d. Pyenomyceten (*Bot. Zeit.*).

1887. Gasperini (G.), Sopra un nuovo morbo che attacca i limoni, Pisa, 1887 (*Atti della Societa Toscana di Sc. nat.*, vol. VIII).

— — La biologia e piu specialemente il Polymorfismo di varie specie Ifomiceti, Pisa, 1887 (*Atti della Societa Toscana di Sc. nat. Processi verbali*, vol. VI, p. 20).

1875. Gayon (U.), *les Altérations spontanées des œufs* (thèse de doctor. ès sciences naturelles).

1878. — Sur l'inversion et sur la fermentation alcoolique du sucre de canne par les moisissures (*Comptes rendus*, 7 janvier 1878).

— — Sur les moisissures et la fermentation alcoolique (*Comptes rendus*, t. LXXXVI, pp. 52-54. — Réponse de Pasteur et de Trécul, pp. 54-57).

— — Faits pour servir à l'histoire physiologique des moisissures (*Mém. de la Soc. d. science de Bordeaux*, 1878).

1887. Gayon et Dubourg, de la Fermentation de la dextrine et de l'amidon par le *Mucor* (*Ann. de l'instit. Pasteur*, 1887).

1874. Gilkinet (A.), Rech sur les Pyrenomycètes (Sordaria) (*Bull. Acad. Belg.*, 1874).

1875. — Mémoire sur le polymorphisme des champignons. Couronné par la classe des sciences de l'Académie royale de Belgique, le 15 décembre 1874 (paru dans les *Mémoires couronnés publiés par l'Acad. roy.*, etc., t. XXIV, déc. 1875).

1875. Grawitz, Beiträge zur systemat. Bot. der pflanzlichen Parasiten (*Virch. Archiv*, Bd. LXX, 1875).

1880. — Ueber Schimmelvegetationen in thierischen organismus (*Virchow's Archiv*, etc., Bd. LXXXI, 1880).

1886. — Ueber die Parasiten des Soors. Favus und Herpes tonsurans. (*Id.*, Bd. CIII).

1860. Griffith et Henfrey, *The micrographic Dictionary*, 2e édit., Londres, 1860, article Fermentation, pp. 280 et 747.

1898. Guégen (G.), Contribution à l'étude des moisissures des œufs (*Bull. Soc. myc. de France*, t. XIV, p. 88).

1898-1899. — Recherches sur les organismes mycéliens des solutions pharmaceutiques. Études biologiques sur le *Penicillium glaucum* (*Bull. de la Soc. myc. de France*, t. XIV, fasc 3 et 4, t. XV, fasc. 1).

1899. — Sur une nouvelle espèce de Sterigmatocystis (*St. auricoma*). (*Id.*, p. 171).

1887. Guignard et Charrin, sur les Variations morphologiques des microbes (*Comptes rendus Acad. des sciences*, 1887).

1865. Hallier (E.), *Botanische Zeitung*.

1865. Hallier, Ueber *Leptothrix buccalis (Ibid.*, p. 181).

— — Beobachtungen über einen Gährungsprozess in der Mund und Rachenhöhle des Menschen (*Flora*, pp. 193-283).

1865-1866. Die Natur des Favuspilzes und sein Verhältniss zu *Penicillium glaucum (Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft*, Leipzig).

1866. — *Mycologische Untersuchungen; landwirthschaftliche Versuchsstation von Nobbe*, 1866.

— — *Die pflanslichen Parasiten des menschlichen Körpers*, Leipzig.

— — Die Leptothrixschwärmer und ihr Verhältniss zu den *Vibrionen (Schulze's Archiv f. mikrosk, Anat.*, II. S. 67-86).

— — Theorie der Hefebildung (*Archiv der Pharmacie von Bley*, März, 1866, S. 193-200).

— — Zur Entwickelungsgeschichte von *Penicillium crustaceum*. Fries und zur Theorie der Hefebildung, Taf. I (*Bot. Zeit.*, n° 2, 12 janv. 1866).

— — Weitere Mittheilungen über Penicillium-Mucor (*Ibid.*, n° 7, 23 fév. 1866).

— — *Mykologische Studien* (avec planches 7 et 8) *Bot. Zeit.* — n° 20, 18 mai : 1° Ueber einen fossilen Coniomyceten ; 2° zur Entwickelungsgeschichte der Sclerotien ; n° 21, 25 mai, 3° *Aspergillus glaucus* Lk. *Stachylidium parasitans* Bon. und *Stysanus stemonitis* Corda ; n° 22, 1er juin, 4° zur Entwickelungsgeschichte des Ascomyceten ; n° 37, 14 septembre Zusammengesetzte Hefe.

1867. — *Gahrunserscheinung*, Leipzig, mars 1867

— — Die Elementarorgane der Pilze (*Archiv. der Pharmacie von Bley und Ludwig*, 129, vol. I et II, p. 68).

— — Das Cholera contagium (*Bot. untersuch. f. Aerzte und Naturforscher Mitgetheil.*, 1867, et *Landwirths Versuch. stat.*, p. 331, 1867).

— — Consulter sur le polymorphisme de l'*Ustilogo carbo : Landwirthschaft Versuchstationen*, IX, n° 4, p. 260. Entwickelungsgeschichte des Staubbrandes.

— — *Landwirthsch. Versuchstat.*, IX, n° 5, p. 356.

1868. — *Phytopathologie, Die krank. der Culturgewächse für Land und Forstwirthe, Gärtner und Botaniker*. Mit 32 Holzschnitten, 3 kupfer und 2 lithogr. Tafeln. 374 S.

1879-1890. Hansen, Organismer i Oel og Œkurt. Kopenhagen, 1879 (Doctordissert.). — Recherches sur la physiologie et la mor-

phologie des ferments alcooliques. (*Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet*, 1881). Production de variétés chez les Saccharomycètes (*Ann. de microgr.*, t. II, 1890).

1895. Harper (Rob. A.), Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. (*Jahrb. f. Wissenschaftl. Botanik*, Bd. XXIX, 1895).

1868. Hartig, Ueber metamorph. Pilzbildung (*Landwirths Versuch.Stat.* X, n° 2, pp. 162-171, 1868).

— Heald (F.-D.), On the toxic action of dissolved salts and their electrolytic dissociation (*Bot. Gaz.*).

1885. Heckel (Ed.) et Chareyre (J.), des Champignons au point de vue évolutif (*Bull. Soc. mycol. de France*, n° 2, août 1895).

1854. Hoffmann, Spermatien bei einer Fadenpilze (*Botanische Zeitung*, 1854).

1860 — Mykologische Studien über Gahrung (*Bot. Zeit.*, 1860, n°s 5 et 6, 3 et 10 février; traduit in *Annales des sc. naturelles*, 4e série, t. XIII, p. 19: Etudes mycologiques sur la fermentation.

1865 1866. Recherches sur les qualités vitales de la levure de bière (*Comptes rendus Ac des sciences*, nov. 1866, LXIII, pp. 929 931, avec détails in *Botanische Untersuchungen ed Karsten*, 1866, S. 341 ff. mit 1 Tafel, et antérieurement in *Comptes rendus*, LX, n° 13, p. 633 et *Botan. Zeit.*, 1865, p. 348).

1867. — Ueber Saprolegnia und Mucor, Taf. VIII (*Bot. Zeit.*, 1er nov. 1867, n° 44, p. 345 et n° 45).

— — *In* Verhandlungen der Section für Botanik und Pflauzenphysiologie der 41 Deutschen Naturforscherversammlung zu Frankfurta a/M, sept. 1867. — Analyses des Comptes rendus in *Bot. Zeit.*, n°s 42, 43, 44, 45).

— — Ueber den Favus-Pilz (Taf. VI). (*Bot. Zeit*, 2 August. 1867, n° 31).

1869. — Ueber Bacterien. (*Bot. Zeit.*, t. XXVII, n° 15-20 ; 9 avril, 14 mai 1869 ; traduit in *Ann. des sciences nat*, Bot., 5, série, XI ; 1869).

1899. Hunger, voir *Errera*.

1871. Janczewski, Morphol. d.Ascobolus furfuraceus (*Bot.Zeit.*,1871,257).

1861. Joly et Musset, *Comptes rendus*, t. LIII, 1861.

1895 Juhler (J.), Umbildung eines *Aspergillus* in einen Saccharomyceten (*Centralblatt für Bact. und Parasitenk.*, 2 Abthl., Bd. 15 janv. 1895).

1883. O. Kihlmann, Zur Entwickelungsgesch. d. Ascomyceten (Pyronema, Melanospora) (*Acta Soc. Sc. Fennicae*, t. XIII, Helsingfors, 1883).

1889. Kingko Miyabe, On the life history of *Macrosporium parasiticum*, Thüm. (*Ann. of Botany*, vol. III, n° IX, 26 p., 2 planches).

1892. Klebs (G.), Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis* (*Verh. d. Naturf. Gesell.*, Bosel, X, 1892).

1896. — *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen* (Iena, G. Fischer, 1896, mit 3 Taf. u. 15 Textfig).

1898. — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I. *Sporodinia grandis* Link (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, T, XXXII, n° 170 S. mit 2 Textfig.).

1872. Klein (J.), Zur Kenntniss des *Pilobolus* (*Jahrbücher für wiss nsch. Botanik*, VIII, Heft 3, juin 1872, 3e partie, Pléomorphie, p. 362 376).

1885. Klein Ludwig, Ueber die Ursachen der ausschliesslich nächtlichen Sporenbildung von *Botrytis cinerea* (*Bot. Zeit.*, 1885).

1867. Klob (J. M.), *Patholog. anatom. Studien ueber das Wesen des Cholera*, process mit 1 Tafel, Leipzig, 1867).

1898. Klöcker (A.), Und Schionning H., Noch einmal Saccharomyces und Schimmelpilze *Bact. Centralbl.*, II, Abth. 4, 11).

1899. Kolkwitz (R.), Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Athmung der niederen Pilze (*Jahrb. f. wissensch. Bot*, t. XXXIII, n° 1, 1899, p. 128-165).

1898. Korff, *Einfluss des Sauerstoffs auf Gärung, Gärungsenergie und Vermehrungsvermögen verschiedener Heferassen unter Verschiedenen Ernährungsbedingungen*, Erlangen, 1898, 45 p., 1 planche.

1888. Laurent, Recherches sur le Polymorphisme du *Cladosporium herbarum* (*Annales de l'institut Pasteur*, nov. et déc. 1888).

1896. Lendner (A.), des Influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons (*Ann. des sc. nat.*, 8e série, t. III).

— Lesage (P.), Recherches expérimentales sur la germination des spores du *Penicillium glaucum* (*Ann. des sc. nat*, 8e série, t. I).

1843. Léveillé (J.-H.), sur les Sclerotium (*Annales des sciences naturelles*, 2e série, t. XX).

1886. Lindt, *Archiv. f. experim. Pathol. u. Pharmak.*, XXI.
1869. Link, *Observationes in ordines naturales*, Berlin.
1867. Loew, Ueber *Dematium pullulans (Pringsheim's Jahrbüch.*, p. 467, vol. III).
1869. — Zur Entwickelungsgeschichte von Penicillium *(Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik von N. Pringsheim*, Bd. VII, pp. 472 510).
1898. — *Ueber die physiologischen Functionen der Calciumsalze.*
1874. — Ueber zwei kritische Hyphomyceten (*Programm der kgl. Realschule zu Berlin*, 1874).
1857. Low (John), *Ann. Magaz. Nat. hist.*, 2e sér., vol. XX, p. 152, 1857.
1866. Lüders (Joh.), Ueber Abstammung und Entwickelung des *Bakterium Termo* Duj., *Vibrio lineola* Ehrb (*Bot. Zeit.*, n° 5, 2 fév. 1866, p. 33, planche II.
1899. Maillard (L.), Rôle de l'ionisation des sels métalliques : sulfate de cuivre et *Penicillium glaucum (Bulletin de la Société chimique de Paris*, 5 janvier 1899, analysé par M. Guegen, *in Bull. Société mycol. de France*, 1899, p. 134).
1889. Mangin (L.), Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux *(Comptes rendus Acad. des sciences*, t. CX, 1889).
— — Sur la substance intercellulaire *(ibid.)*.
1892. — Recherches anatomiques sur la distribution des composés pectiques chez les végétaux *(Journal de botanique*, 1892).
1883. Marchand, *Botanique cryptogamique*, programme raisonné d'un cours professé à l'Ecole supérieure de pharmacie de Paris (Paris, O. Doin).
1891. Massart, Plasmolyse *(Revue génér. des sciences)*.
1892 Matruchot (L.). *Recherches sur le développement de quelques mucédinées* (thèse de doctorat).
1895. — Développement d'un *Cladobotryum* (*Rev. gén de Bot.*, p. 496, 1895).
1899. — Notes mycologiques : *Gliocephalis hyalina (Bul. Soc. myc. de France*, p. 254), et Structure, développement et forme parfaite des *Gliocladium* (*Rev. gén. de Bot.*, p. 321).
— — Matruchot (L.) et Dassonville (Ch.), sur le Champignon de l'Herpès *(Trichophyton)* et les formes voisines, et sur la classification des Ascomycètes *(Bull. de la Soc. myc. de France*, t. XV, p. 240, et antérieurement *Comptes rendus*, 1er août 1898).
1729. Micheli, Nova plantarum genera juxta Tournefortii methodum disposita *(Florentiæ)*.

1888. Migula, *Ueber den Einfluss stark verdünnter Saüren* (Inaugural Diss., 1888).

1894. Miyoshi Manabu, Ueber Chemotropismus der Pilze *(Bot. Zeitg.*, pp. 1-27, 1894, 1 planche).

1894. Molisch (Hans), Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. *(Bot. C.*, 1894, vol. LX, p. 167, et *Verh. d. ges. Deutsch. Naturf. Aertze*, 66, Wien 1894, p. 171).

1896. Morini, Note micologiche *(Malpighia*, t. X, p. 72, 1896, 1 planche, sur le polymorphisme du *Mucor racemosus).*

1874. Morren, Rapport sur le mémoire de M. Gilkinet *(Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XXXVIII, p. 719, 1874).

1879. Naegeli (K.), Ernährung der niederen Pilzen *(Bota. Mitt.*, III).

— — *Ueber oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen*, Zürich, 1893.

1866. Oersted, Résumé du *Bulletin de la Société royale danoise des sciences*, p. 15, 1866.

1867. — *Botanische Zeit.*, p. 104 et p. 94.

1897. Opoix, Communication à la *Société d'horticulture de France*, le 11 mars 1897.

1885. Oudemans, *Verslagen an Medelingen der Kon. Akad. van Wetenschappen*, Amsterdam.

1883. Paulet, *Traité des champignons*, 2 vol., 200 planches, Paris.

1861. Pasteur (L.), Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère. — Examen de la doctrine des générations spontanées *(Annales des sciences nat. zool.*, 4e série, t. XVI, 1861, et *Annales de phys. et de chimie*, 1862).

1876. — *Etudes sur la bière*, Paris, 1876.

1895. Pfeffer, Ueber Elektion organischer Nährstoffe *(Pringsh. Jahrb.*, Bd. XXVIII).

1801. Persoon, *Synopsis methodica Fungorum.*

1875. Petrowsky, Die Chlamydosporen bei *Penicillium glaucum. (Protocoll. des Sitz. der Gesellschaft zur Erforsch. des gouv. Jaroshawl in natural. Hinsicht*, 1875).

1865. Pick (D.), *Verhandl. der Zoolog. botan. Gesell. in Wien*, t. XV, pp. 947-960, 1865).

1861. Pouchet (G.), *Comptes rendus*, t. LIII.

1864. — *Nouvelles expériences sur la génération spontanée et la résistance vitale*, Paris, 1864.

1868. — *Comptes rendus de l'Ac. des sciences,* t. LXVII, p. 376, et *Ibid.*, p. 549, 1868.

1897. Prillieux, *Maladies des plantes agricoles*, Paris, Firmin-Didot.

1891. Prillieux et Delacroix, *Endoconidium temulentum*, nov. gen. nov. sp. Prillieux et Delacroix *(Bull. Soc. mycol. de France*, t. VII).

1892. — *Phialea temulenta*, nov. sp. Prillieux et Delacroix, état ascospore d'*Endoconidium temulentum*, champignon donnant au seigle des propriétés vénéneuses. *(Bull. Soc. mycol. de France*, t. VIII).

1892. Rabenhorst's (Dr L.), *Kryptogamen Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*. Die Pilze unter Mitwirkunk von Prof. Dr A. de Bary und Dr H. Rehm bearbeitet von Dr Georg Winter, Dr Alfred Fischer, etc.

1896. Raciborski, Ueber den Einfluss aüsserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum (Flora*, LXXXII, 167-132, 11 fig.).

1869. Raulin (Jules), Etudes chimiques sur la végétation *(Annales des sciences natur.*, 5e série, t. XI, pp. 93-299, 1869.

1897. Ray (J.), Variations des champignons inférieurs sous l'influence du milieu *(Revue générale de botan.*, 1897).

1899. — Sur les maladies cryptogamiques des végétaux *(Bulletin scient. de la France et de la Belgique).*

1869. Reess, *Botanische Zeit.*, p. 104.

1870. — *Untersuch. über Alkoholgährungspilze*, Leipzig, 1870.

1853. Robin, *Histoire naturelle des végétaux parasites qui croissent sur l'homme et sur les animaux vivants*, Paris, 1853.

1853. Saccardo (P.-A), *Michelia.*

— — *Fungi Italici.*

— — *Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum*, Patavii.

1864. Salisbury, *18 Jahresbericht der Ackerbau Behörde, V. Ohio-Columbia.*

— — Ueber die Brandkrankheiten.

— — Microscopic examinations of blood and vegetations found in vaccin and typhoïd faeces, New-York, Moorhead.

1866. Sander (Dr S.), Zur Hefebildung *(Bot. Zeit.*, n° 23, p. 181, 8 juin 1866).

1894. Sauvageau (C.), Variabilité de l'action du sulfate de cuivre sur l'*Isaria farinosa (Bulletin de l'Herbier Boissier*, t. II, octobre 1894).

1872. Seynes (De), *Note sur les transformations des bactéries et des mucédinées en levures alcooliques*, Paris, 1872.

1886. — *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs*, Paris, 1886.

1864. Schacht (H.), Ueber den Dimorphismus der Pilze *(Abh. des natur. hist. Vereins für die Rheinlande und Westfalen*, 1864).

1883. Siebenmann (Fr.), Die Fadenpilze *Aspergillus flavus, niger* und *fumigatus, Eurotium repens* und ihre Beziehungen zur *Otomycosis Aspergillina*, Wiesbaden, 1883.

1895. Schotakowitsch, Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Russthaupilze *(Flora*, LXXXI, pp. 362-393).

1896. — *Mucor proliferus*, n. s. Eine neue Sibirische Mucorart. *(Ber. d. d. Bot. Gesel.*, t. XIV, p. 260, 1896, 1 planche).

1896. Schrœter, *Kryptog.* Flora, *Schles. Pilze.*

1868. Schürtz (H.), Beitr. zur Kenntn. d. pflanz. Parasit. der cholera, der vaccin, etc. *(Archiv f. Heilkunde von Griesinger*, Leipzig, IX, Heft 1, pp. 64 et suivantes, 1868).

1852. Spring, des Champignons qui se développent dans les œufs de poule. *(Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XIX, 1re partie, p. 573, 1852).

1898. Stevens (F.-L.), The effect of aqueous solutions upon the germination of Fungus spores. *(Bot. Gazette*, Chicago (Illinois), vol. XXVI, n° 6).

1867. Thomé (O.-W.), *Cylindrotænium choleræ asiaticæ*, ein neuer in den cholera Ausleerungen gefunden Pilz. *(Archiv für pathol. Anatomie*, Bd. XXXVIII, Heft 2, pp. 221-244, tab. VII, XIII).

1868. Trecul, *Comptes rendus*, t. LXVII, p. 137, 1868.

1869. — *Annales des sc. nat. Bot.*, 5e série, t. X, pp. 10 et suivantes.

1871. — Recherches sur l'origine des levures lactique et alcoolique. *(Comptes rendus*, t. LXXIII, p. 1453).

1872. — *Comptes rendus*, t. LXXV, p. 1160; *ibid.*, pp. 1168 et 1218.

1847. Tulasne, *Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Uredinées.*

1851. — *Comptes rendus Acad. des sciences*, séances des 24 et 31 mars 1851, et *Annales des sciences natur.*, t. XV.

1853. — Mémoire sur l'Ergot des Glumacées *(Annales des sciences nat.*, 3e série, XX, 1853).

1854. — Sur le Dimorphisme des Uredinées *(Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 24 avril 1854).

— — Second mémoire sur les Ustilaginées et les Uredinées *(ibid.*, 4e série, t. II, 1854).

— — Note sur les phénomènes de copulation chez les champignons *(Ann. des sciences natur.*, 5e série, t. V, p. 216).

1861-63-65. — *Selecta fungorum carpologia.*

1837. Turpin, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. V, pp. 822-837, d. c., n° 24.

1840. — Mémoire sur les causes et les effets de la fermentation alcoolique et acéteuse *(Mémoires de l'Académie des sciences de l'Institut de France,* t. XVII, p 100).

1833. Unger, *Die Exantheme d. Pflanzen*, Wien, 1833.

1874. Van Beneden (Ed.), Rapport sur le mémoire de M. Gilkinet *(Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XXXVIII, p. 735, 1874).

1872. Van Thieghem et Le Monnier, Mémoire lu au Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences (Session de de Bordeaux, 9 sept. 1872).

— Van Tieghem, Sur le polymorphisme du *Mucor Mucedo (Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. LXXIV, p. 997).

1873. Van Tieghem et Le Monnier, Recherches sur les Mucorinées *(Annales des sciences nat.*, 5e série, t. XVII, pp. 231-400, 1873).

1875. Van Tieghem, sur le Développement du fruit des Chætomium et la prétendue sexualité des Ascomycètes *(Comptes rendus*, t. LXXXI, p. 1110).

— — Nouvelles recherches sur les Mucorinées *(Ann. des sc. nat.*, 6e serie, t, I, pp. 5-176).

1876. — Troisième mémoire sur les Mucorinées *(Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. IV, p. 312).

— — Nouvelles observations sur le développement du périthèce des Chætomium *(Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XXIII, p. 364, 1876).

1882. — Remarque au sujet du développement des Chætomium *(Bul. de la Soc. bot. de France*, t. XXIX, p. 317).

1891. — *Traité de Botanique.*

1884. Vries (H. de), Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft *(Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1884).

1886. Vuillemin, *sur le Polymorphisme des Pezizes*, Nancy.

1894. Ward (H.-M.), Action of light on bacteries and fungi *(Chemic. News*, pp. 228-230, 1894).

1888. Wasserzug, Recherches morphologiques et physiologiques sur un Hyphomycète *(Ann. de l'institut Pasteur*, t. II, p. 207, 1888).

— — Variations durables de la forme et de la fonction chez les bactéries *(Ann. de l'institut Pasteur*, n° 3, 1888).

1873. Weisner, Untersuch. über den Einfluss der Temperatur of die Entwickelung des *Penicillium glaucum (Zitzungsber. der K.*

*Akad. der Wissensch.*, etc., t. LXVIII, pp. 5-16, Wien, 1873).

1899. Werner (C.), *Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen*, Frankfurt.

1867. Wiesner, *Einleitung in die Mikroskopie*, p. 161, 1867.

1877. Wilhelm, *Beiträge zur Kenntniss der Pilzgattung Aspergillus* (thèse de Strasbourg).

1889. Winogradsky, sur le Pleomorphisme des bactéries *(Ann. de l'inst. Pasteur*, n° 5, 1889).

— Woronine, Ueber die Sclerotienkrankheiten der Vaccinien-Beeren *Mém. de l'Acad. imp. des sc. de Saint-Pétersbourg*, 7e s, t. XXXVI).

1894. Wortmann (J.), Untersuch. über reinen Hefen *(Landw. Jahrb.)*.

1894. Wreden, *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. LXV, p. 368.

1894. Zabel, *Zeitschrift f. d. ges. Nat. Wissen.*, XIII, H. 4-5, p. 387.

1881. Zopf, Zur Entwickelungsgeschichte des Ascomyceten *(Nova acta Leopoldina*, vol. XLII, 1881).

— — *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb.*, XXIII, p. XXII.

1885. — *Die Spaltpilze*, Breslau, 1885.

1890. — Die Pilze *(A. Schenk's Handbuch der Botanik*, t. IV, Breslau, 1890).

1885. Zukal (H.), Mykologische untersuchungen *(Denkschr. d. Wiener Akad.*, Bd. LI).

1887. — *Penicillium crustaceum* und *Ascobolus*, Wien.

1889. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen aus dem gebiet Ascomyceten *(Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, Bd. XCVIII, Abth. I).

# TABLE

Introduction et Historique. . . . . 5

Première partie. — Technique et méthode. . . . . 65

Deuxième partie. — Étude particulière de quelques espèces . . . 73

I. *Aspergillus variabilis* Gasperini . . . . . 73

II. *Penicillium glaucum* Link . . . . . 105

III. *Mucor spinosus* Van Tieghem . . . . . 130

IV. *Mycocladus verticillatus* (gen. nov., sp. nov.) . . . . 162

V. *Acrostalagmus* Corda, *Clonostachys* Corda. . . . . 181

VI. *Oospora crustacea* Saccardo, *Chœtomium oospora* Sp. nov. 201

VII. *Sclerotinia Fuckeliana* (de Bary) Fuckel; le *Botrytis cinerea* (Persoon) et la maladie de la Toile . . . . 219

Résumé et Conclusions générales. . . . . 243

Index bibliographique . . . . . 251

Lyon — Imp. A. Rey, 4 rue Gentil. — 22.036.

**Sur la représentation des courbes gauches algébriques**, par L. AUTONNE, ingénieur des Ponts et Chaussées, maître de conférences à la Faculté des Sciences *(Fasc. 20)* 3 fr.

**Sur le résidu électrique des condensateurs**, par L. HOULLEVIGUE, maître de confer. à la Faculte des Sciences *(Fasc 32)*. 3 fr.

**Synthèse d'aldéhydes et d'acétones dans la série du naphtalène au moyen du chlorure d'aluminium**, par L. ROUSSET, docteur ès sciences, chef des trav. de chimie génér. à la Faculté des Sciences *(Fasc. 30)* 3 fr.

**Recherches expérimentales sur quelques actinomètres électro-chimiques**, par H. RIGOLLOT, docteur ès sciences, chef des travaux de physique à la Faculté des Sciences *(Fasc. 29)*. . . . . 5 fr.

## Librairie J.-B. BAILLIÈRE et Fils, 19, rue Hautefeuille.

**Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures**, par E. BATAILLON, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Dijon, avec 6 pl. hors texte *(Fasc. 2)* 4 fr.

**Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle.** Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, action dermatoptique, photogénie, avec une théorie générale des sensations, par le Dr Raphaël DUBOIS, professeur à la Faculté des Sciences, 68 fig. dans le texte et 15 pl. hors texte *(Fasc. 3)* . . . . . 18 fr.

**Sur le pneumogastrique des oiseaux**, par E. COUVREUR, docteur ès sciences, chef des travaux de physiologie à la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte et 40 figur. dans le texte *(Fasc. 4)* 4 fr.

**Recherches sur la valeur morphologique des appendices superstaminaux de la fleur des Aristoloches**, par Mlle A. MAYOUX, élève de la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte *(Fasc. 5)*. . . . . 4 fr.

**Etude stratigraphique sur le Jurassique inférieur du Jura méridional**, par Attale RICHE, docteur ès sciences, chef des travaux de géologie, 2 pl. hors texte *(Fasc. 10)* 12 fr.

**Etude expérimentale sur les propriétés attribuées à la tuberculine de M. Koch**, faite au laboratoire de médecine expérimentale et comparée de la Faculté de Médecine, par M. le professeur ARLOING, M. le Dr RODET, agrégé, et M. le Dr COURMONT, agrégé, avec 4 planches en couleurs *(Fasc. 11)* . . . . . 10 fr.

**Histologie comparée des Ebénacées dans ses rapports avec la Morphologie et l'histoire généalogique de ces plantes**, par Paul PARMENTIER, professeur de l'Université, avec 4 planch. hors texte *(Fasc. 12)* 4 fr.

**Recherches sur la production et la localisation du Tanin chez les fruits comestibles fournis par la famille des Pomacées**, par Mlle A. MAYOUX, élève de la Faculté des Sciences, 2 pl. hors texte *(Fasc. 13)* 3 fr.

**Etude sur le Bilharzia hæmatobia et la Bilharziose**, par M. LORTET, doyen de la Faculté de médecine, et M. VIALLETON, professeur à la Faculté de médecine de l'Université de Montpellier, 8 pl. hors texte et 8 figures dans le texte. *(Fasc. 16)*. 10 fr.

**La Botanique à Lyon avant la Révolution et l'histoire du Jardin botanique municipal de cette ville**, par M. GÉRARD, professeur à la Faculté des Sciences, avec 9 fig. dans le texte et 1 pl. hors texte *(Fasc. 23)* 3 fr. 50

**Physiologie comparée de la Marmotte**, par le Dr Raphaël DUBOIS, professeur à la Faculté des Sciences, avec 119 fig. et 125 planches hors texte *(Fasc. 25)* . 15 fr.

**Etudes sur les terrains tertiaires du Dauphiné, de la Savoie, et de la Suisse occidentale**, par H. DOUXAMI, docteur ès sciences, professeur au Lycée de Lyon. 1 vol. in 8° avec 6 planches hors texte et 31 figures *(Fasc. 27)* . . . . . 6 fr.

**Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux**, par J.-M. SOUM, docteur ès sciences, professeur au Lycée de Bordeaux. 1 vol. in-8° avec 40 figures dans le texte *(Fasc. 28)* . . . 3 fr. 50

**Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan » dans le golfe de Gascogne** (août-septembre 1895), par R. KŒHLER, professeur de zoologie à la Faculté des Sciences *(Fasc. 26)*

Fascicule I. 1 vol. in-8° avec 6 pl. . 6 fr.
Fascicule II. 1 vol. in-8° avec 11 pl. 6 fr.
Fascicule III. 1 vol. in-8° avec 21 pl. 20 fr.

**Anatomie pathologique du système lymphatique dans la sphère des néoplasmes malins**, par le Dr C. REGAUD, chef des travaux, et le Dr F. BARJON, préparateur d'anatomie générale et d'histologie à la Faculté de médecine (Mémoire couronné par l'Académie de médecine), avec 4 pl. hors texte *(Fasc. 34)* . . . . . 5 fr.

**Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc**, par Frédéric ROMAN, docteur ès sciences, préparateur de géologie à la Faculté, avec 40 figures dans le texte et 9 planches hors texte *(Fasc. 34)* . . . . . 8 fr.

**Étude du champ électrique de l'Atmosphère**, par Georges LE CADET, docteur ès sciences, assistant à l'Observatoire de Lyon, 3 fig. et 10 pl. dans le texte *(Fasc. 35)* 6 fr

**Les formes Epitoques et l'Évolution des Cirratuliens**, par Maurice CAULLERY, maître de confér. à la Faculté des Sciences et Félix MESNIL, chef de Labor. à l'Instit. Pasteur, 6 pl. hors texte *(Fasc. 39)* 7 fr. 50

# ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

## NOUVELLE SÉRIE

### I. — *SCIENCES, MÉDECINE*

*Fascicule Premier.* — **Monographie de la Faune lacustre de l'Éocène moyen,** par Frédéric ROMAN, docteur ès sciences, préparateur de géologie à l'Université de Lyon, avec 3 figures et 3 planches hors texte (Paris, J.-B. Baillière et fils. — Lyon, A. Rey, éditeur). . . **5** fr.

*Fascicule 2.* — **De la Constitution des Alcaloïdes végétaux,** par X. Causse, docteur ès sciences, chef des Travaux de Chimie organique à la Faculté de Médecine de l'Université de Lyon (Paris, Gauthier-Villars. — Lyon, A. Rey, éditeur. . . . . **3** fr.

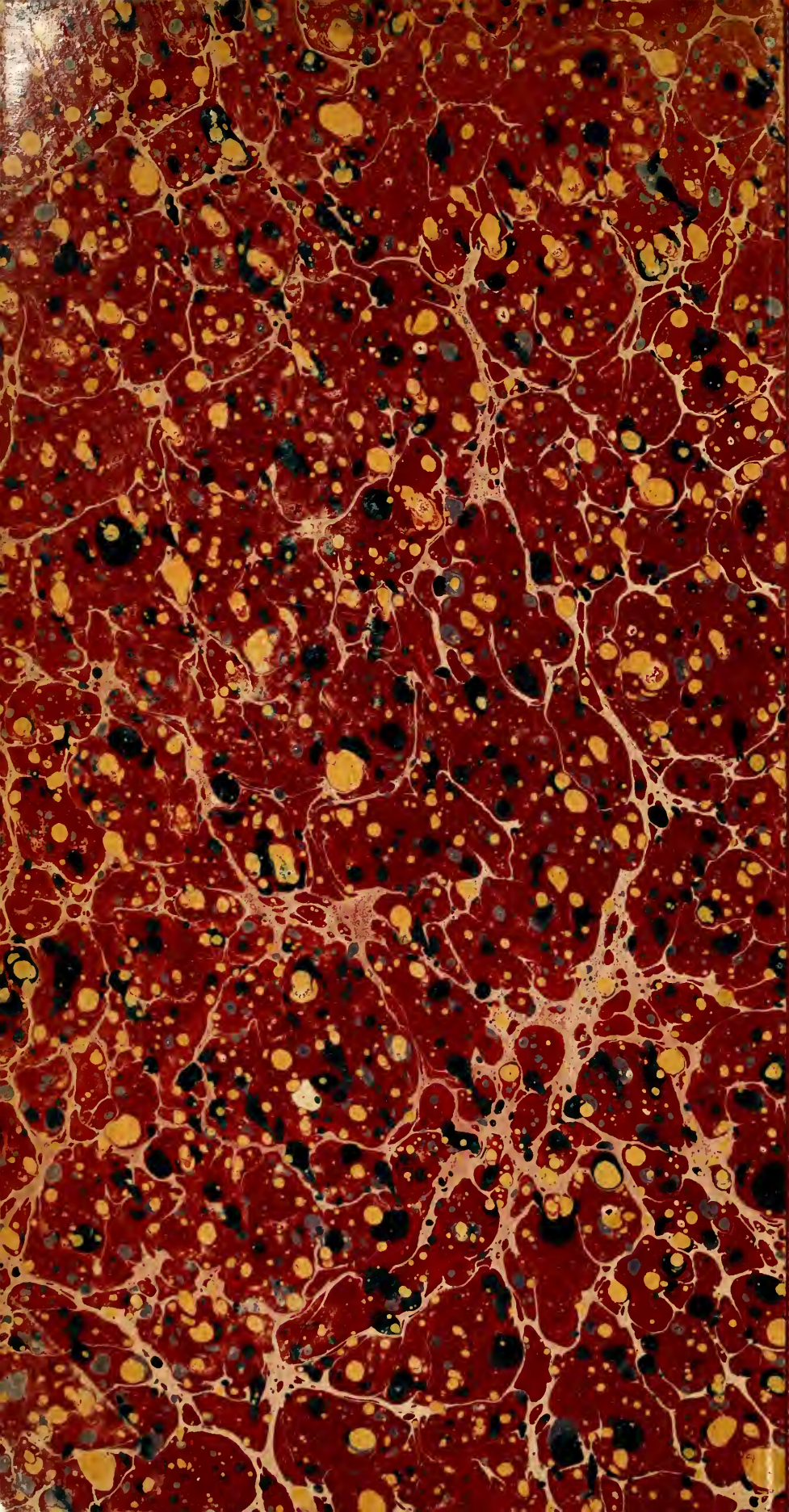
*Fascicule 3.* — **Études sur le Polymorphisme des Champignons, influence du milieu,** par Joseph BEAUVERIE, docteur ès sciences, préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de Lyon 1 volume de 270 pages avec 75 gravures dans le texte (Paris, J.-B. Baillière et fils. — Lyon, A. Rey, éditeur). . . . . **7** fr. **50**

### II. — *DROIT, LETTRES*

*Fascicule Premier.* — **La Question des Dix Villes impériales d'Alsace,** depuis la paix de Westphalie jusqu'aux arrêts de « Réunions » du Conseil souverain de Brisach (1648-1680), par Georges BARDOT, docteur ès lettres, professeur au Lycée et chargé de Conférences à l'Université de Grenoble, 1 volume de 300 pages (Paris, Alphonse Picard et fils. — Lyon, A. Rey, éditeur). . . . . **7** fr. **50**

*Fascicule 2.* — **La Représentation des Intérêts dans les Corps élus,** par Charles FRANÇOIS, docteur en droit, 1 volume de 380 pages (Paris, Arthur Rousseau. — Lyon, A. Rey, éditeur). . **8** fr.

Lyon. — Imprimerie A. REY, 4, rue Gentil. — 21018

a

New York Botanical Garden Library
QK601 .B36 gen
Beauverie, Jean/Etudes sur le polymorphi
3 5185 00014 3949